

**UNIVERSITE MONTPELLIER II**

Ecole Doctorale **SIBAGHE**

Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences, Environnement

Thèse soutenue le 14 décembre 2012 par

**Eve MIGUEL**

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Spécialité : Parasitologie, Microbiologie

---

## **CONTACTS ET DIFFUSION DE PATHOGENES DES ONGULES SAUVAGES AUX ONGULES DOMESTIQUES AFRICAINS**

---

## **CONTACTS IN THE WILD AND PATHOGENS SPILLOVER**

---

### **Sous la direction de :**

Monsieur Thierry Boulinier, CNRS-CEFE, Montpellier, France

Monsieur Michel de Garine-Wichatitsky, CIRAD-AGIRs, Harare, Zimbabwe

Monsieur Hervé Fritz, CNRS-LBEE, Lyon, France

### **Jury de thèse :**

Marius Gilbert, Université libre de Bruxelles, Belgique : Rapporteur

Dan Haydon, Université de Glasgow, Royaume-Uni : Rapporteur

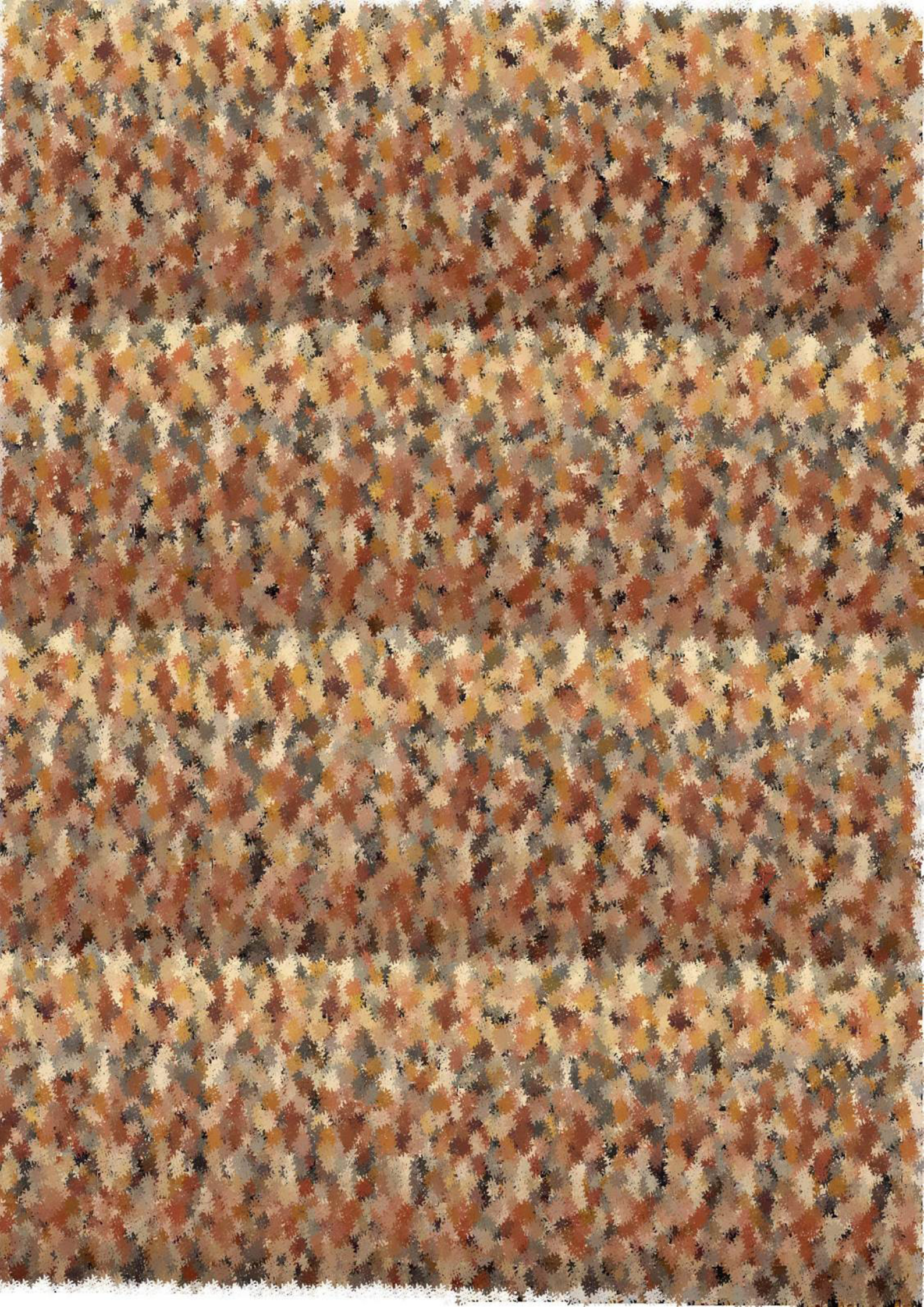
Sabrina Krief, Museum d'Histoires Naturelles, Paris France : Examinatrice

Olivier Gimenez, CNRS-CEFE, Montpellier, France : Examineur

Benjamin Roche, IRD-UMISCO, Paris, France : Examineur







Atelier philosophique à l'école primaire

Question : "A quoi ça sert d'après vous la science ?"

Réponse d'un 'élève : "Ça sert à savoir si c'est vrai les choses qu'on sait pas"

---



## « LES AVEUGLES ET L'ÉLÉPHANT » John Godfrey Saxe (1816-1887)

Six chercheurs d'Hindoustan, tous avides de savoir, s'en allèrent voir l'éléphant.

Espérant tous, dans le noir (ils étaient aveugles, les pauvres !), s'en faire quand même une notion grâce à leur don d'observation.

S'approchant de la bête, le premier arrivé se cogne à son flanc vaste et puissant. Il trébuche, jure et braille : « Dieu du ciel, mais cet éléphant, c'est une véritable muraille ! ».

Le deuxième palpe une défense, s'écrit : « Hola, qu'est que c'est ? Si rond, si lisse et si pointu ? J'en mettrais ma main au feu, ce que j'ai là, sous les yeux, ressemble bien à un épieu ! ».

Le troisième s'approche à son tour et rencontre en tâtonnant, la trompe remuante de l'animal, se tortillant dans sa main, « il me semble que cet éléphant ressemble à un serpent ! ».

Le quatrième tend la main et trouve un genou sur sa route. « Mes amis, pour moi, aucun doute ! Il n'y a là rien d'étonnant. Il est bien clair que l'éléphant c'est tout à fait comme un pin ! ».

Le cinquième tombe sur l'oreille et s'écrit : « A quoi bon le nier ? Sans y voir je peux vous dire à quoi cette bête est pareille. Un éléphant ? Quelle merveille ! C'est comme un éventail ! ».

A peine approche-t-il de l'animal que, s'accrochant à la queue, le sixième sans penser à mal affirme d'un ton solennel : « Cette chose merveilleuse que nous avons là est tout à fait comme une ficelle ! ».

Et ainsi, nos chercheurs d'Hindoustan se disputaient aveuglément, chacun défendant son opinion, certain d'être dans le vrai. Chacun avait certes un peu raison... Mais tous pataugeaient dans l'erreur !

**Moralité :** Souvent, dans les débats théologiques, on s'accable ainsi d'invectives sans se soucier le moins du monde de ce que l'autre a bien voulu dire. Et de quoi dispute-t-on si fort ? D'un éléphant que personne n'a vu !





## AVANT PROPOS

J'ai choisi de présenter les travaux de ma thèse selon un format quelque peu atypique. J'espère ne pas heurter les lecteurs plus partisans du conformisme mais on m'a souvent conseillé lors de cette expérience 'de se sentir' libre dans la rédaction aussi bien dans la forme que dans le fond'. Ce projet de 3 ans, mais rêvé depuis bien plus, a demandé comme à tout thésard un investissement personnel assez important. Voici par conséquent la forme que je souhaitais lui donner. L'objectif était de faciliter la lecture aux lecteurs (i.e. rapporteurs, examinateurs, thésards, masters.) à l'aide d'illustrations et d'une grille de lecture simplifiée tout en conservant la complexité du sujet. Complexité qui est ici décomposée dans les articles scientifiques présentés en annexes.

Ce travail est le fruit d'un important effort de terrain où nous avons passé deux ans à arpenter les routes du Zimbabwe pour récolter des données. Ce projet est par conséquent loin de représenter un travail personnel mais concrétise celui de toute une équipe.

Le document français propose une synthèse des différents travaux entrepris lors de ce doctorat, en présentant dans un 1<sup>er</sup> temps le contexte théorique et l'avènement d'une discipline : l'éco-épidémiologie dans laquelle les travaux présentés s'insèrent pleinement. Après l'exposition des hypothèses de travail et des objectifs à atteindre,

la démarche utilisée a été synthétisée pour fournir au lecteur les informations clés sur le terrain et les analyses effectuées. La suite du document est organisée en sections 'thématiques' entremêlant les principaux résultats des articles scientifiques à comité de lecture présentés en annexes. La dernière partie conclut sur l'ensemble des travaux et discute des apports de notre recherche à la science ainsi qu'à la société. Pour conclure des perspectives sont finalement dégagées.

Afin d'éviter les redites, la majeure partie des protocoles et des méthodes ne sont pas redétaillés dans la partie française qui tente de lier l'ensemble des résultats d'un seul tenant, dans la même langue et avec un effort de concision. Les expériences sont quant à elles très peu critiquées dans le document français contrairement aux articles. Ainsi ces deux documents sont complémentaires tout en étant indépendants. Il peut être cependant conseillé de lire les annexes en premier lieu afin de s'imprégner au mieux des résultats de cette recherche. Notons que pour rendre accessible le document français à un public anglophone, les figures et les résumés des sections ont été rédigés en anglais.

Bonne lecture.





## LES MANUSCRITS qui alimentent le présent doctorat

### Annexe 1 Diseases on the edge

Disease burden of ungulate populations living at the wildlife/livestock interface within the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area in Zimbabwe. Caron, A., Miguel, E. 2, Gomo, C, Jomane, L., Pfukenyi, D., Hove, T., Foggin, C. and de Garine-Wichatitsky M.

*Epidemiology and infection (accepted)*

### Annexe 2 : Foot and mouth disease and contacts

Contact rates with buffalo explain foot-and mouth disease dynamics in cattle at the periphery of Transfrontier Conservation Areas in Southern Africa. E Miguel, V Grosbois, A Caron, D Cornélis, T Boulinier, H Fritz, C Foggin, P Makaya, M de Garine-Wichatitsky. *Submitted to Ecosphere (minor revision)*

### Annexe 3 : Landscape of risks

Does predator presence influence the risk of pathogen transmission from wild to domestic herbivores at protected area edges? E. Miguel, M. Valeix, V Grosbois, A. Loveridge, D.W. Macdonald, M. de Garine, T. Boulinier, H. Fritz. *For submission to journal of applied ecology*

### Annexe 4 : Owner perceptions

Coexisting with wildlife in Transfrontier Conservation Areas in Zimbabwe: cattle owners' awareness of disease risks and perception of the role played by wildlife. M. de Garine-Wichatitsky, E. Miguel, B. Mukamuri, E. Garine-Wichatitsky, J. Wencelius, J. Manjengwa, D. Pfukenyi, A. Caron. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases : One Health, special issue. (accepted)*

### Annexe 5 : Interface, a site for studying the dilution effect?

Characterising parasites communities at a wild-domestic interface using patch occupancy modeling? E. Miguel, T. Boulinier, M. de Garine-Wichatitsky, A. Caron, H. Fritz, V Grosbois.

*For submission to OIKOS*

### Manuscrit réalisé en partie pendant ma thèse

Meta-analysis of observational epidemiological studies of newcastle disease in African agro-system (1980-2009). E Miguel, V Grosbois, C Berthouly, A Caron., J. Cappelle, F. Roger *Epidemiology and Infection (accepted)*.

### Les collaborations en cours avec un objectif de sousmission courant 2013

How social network interviews combined with telemetry protocol and epidemiological survey improve the understanding of foot and mouth dynamic at the interface between wild and domestic herbivores. A tool box to improve surveillance targeting in southern countries? E. Miguel, A. Caron, F. Nicod, M. De Garine-Wichatitsky, H. Fritz, V. Grosbois. In preparation

Measuring contacts between African buffalo and domestic cattle in the Great Limpopo Transfrontier Conservation areas: implications for modelling pathogen spill-over between wild and domestic hosts. M. de Garine-Wichatitsky, E. Miguel, D. Cornélis, F. Zengeya, V. Grosbois, R. Duboz, H. Fritz, T. Boulinier, A. Murwira, P. Gandiwa-Zisadza and A. Caron. In preparation

Fusion-fission patterns in the African buffalo. D. Cornelis and list of co-authors A. Caron, E. Miguel and M. de Garine-Wichatitsky. In preparation

## LES POSTERS

Annexe 6. AERES, Avril 2010

Annexe 7 Ecologie Montpellier 2010

Annexe 8. Global conference on foot and mouth disease - Bangkok, juin 2012 - OIE/FAO

## LES COMMUNICATIONS ORALES

Les communications orales en 1<sup>er</sup> auteur

REID -Montpellier Février 2012 & 2010 (Réseau Ecologie des Interactions Durables), France: Miguel E., Grosbois V., Fritz H., Boulinier T., Caron A., Cornelis D., Duboz R., De Garine-Wichatitsky M.. 2011. Contacts and foot and mouth disease transmission between wild and domestic ungulates at the periphery of protected savannah areas in Southern Africa. . Communication orale. Réunion du groupe d'immuno-écologie du REID, Montpellier, France, Fév. 2012

EPIDEMICS 3, Décembre 2011, Boston, Etats-Unis : Miguel E., Grosbois V., Fritz H., Boulinier T., Caron A., Cornelis D., Duboz R., De Garine-Wichatitsky M. 2011. Contacts and pathogen transmissions between wild and domestic ungulates at the periphery of protected savannah areas in Southern Africa. In : Elsevier. Third International Conference on Infectious Disease Dynamics (EPIDEMICS3), 29th November - 2 December 2011, Boston, USA.

KATSHANA meeting, Zimbabwe December 2011 - Miguel E, Hervé Fritz, Michel, Thierry Boulinier, de Garine-Wichatitsky. Disease transmission from buffalos to cattle at the interface of national parks in Zimbabwe? 'An one World, one Heath concept'.Workshop : interface between Hwange national park and its periphery.

Les communications orales associées

**International Wildlife TB Conference**, Skukuza, Kruger National Park, September 2012, South Africa. de Garine-Wichatitsky M., E. Miguel, D. Cornélis, F. Zengeya, V. Grosbois, R. Duboz, A. Murwira, P. Gandiwa-Zisadza, A. Caron. Measuring contacts between African buffalo and domestic cattle in the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area: implications for modelling bovine tuberculosis spill-over between wild and domestic hosts.

**30th World Veterinary Congress**, October 2011, Cape Town, South Africa. de Garine-Wichatitsky, M., Miguel, E., Jori, F., Hofmeyer, M., Pfukenyi, D., Foggin, C., Caron, A. Prevalence of diseases at different wildlife/livestock interfaces in the Great Limpopo Transfontier Conservation Area.

**Bovine Tuberculosis Meeting**, Skukuza, Kruger National Park, May 2011, South Africa.

Caron, A., Miguel, E., Jori, F., Hofmeyer, M., Pfukenyi, D., Foggin, C., De Garine-Wichatitsky, M. Bovine tuberculosis survey in buffalo and cattle in the Great Limpopo Transfontier Conservation Area.

**Kruger Savanna Meeting, march 2011**, South Africa. De Garine-wichatitsky, M, Miguel, E, Cornélis, D, Grosbois, V, Foggin, C, Jori, F, Hofmeyr, M, Caron, A. Contacts between domestic cattle and African buffalo in the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area: potential for disease spread.

**Kruger Savanna Meeting, march 2011**, South Africa. Caron, A, Miguel, E, Jori, F, Hofmeyr, M, Pfukeyni, D, Foggin, C, De Garine-Wichatitsky M. Prevalence of diseases at different wildlife/livestock interfaces in the Great Limpopo Transfrontier Area



# SOMMAIRE

8 Les manuscrits, les posters, les communications orales  
18 Les définitions  
20 Les abréviations

## 24 INTRODUCTION

24 Un monde en déséquilibre  
25 La globalisation des pathogènes  
26 L'immunisation et l'évolution des pathogènes  
27 L'émergence de pathogènes et le rôle des transferts interspécifiques  
27 Les zone inter-tropicales : zones d'intérêt pour le transfert interspécifique et l'émergence de pathogènes  
29 Epidémiologie et écologie : deux disciplines complémentaires  
30 Les contacts en épidémiologie et la diffusion de pathogènes  
32 Contacts et déplacement  
32 Le parasitisme et les défenses immunitaires  
33 L'utilisation des concepts de l'écologie des populations dans l'étude des processus épidémiologiques au sein de populations d'hôtes fragmentées  
34 L'intégration de l'écologie des communautés dans l'étude des systèmes multi-hôte.  
36 La prédation comme modulateur d'interactions  
37 Mise en place de la problématique de recherche  
37 Les pays du sud : des 'zones d'intérêts' pour étudier les transmissions Sauvages / Domestiques? Le cas de l'Afrique  
38 Les interfaces : lieux de contacts entre populations Sauvages / Domestiques et de débordement des pathogènes ?  
41 Les questions et objectifs de recherche de la thèse

## 44 LA DEMARCHE UTILISEE

44 3+2 = 5 sites  
47 Les modèles biologiques  
47 Fièvre aphteuse  
48 Les hôtes  
48 Les bovins domestiques (*Bos taurus* et *Bos indicus*) et l'élevage  
52 Le buffle africain (*Syncerus caffer*)  
53 L'environnement des hôtes

53 Le prédateur des hôtes : Le lion (*Panthera leo*)  
54 Les vecteurs de maladies : les tiques  
55 Les protocoles de terrain pour décrire l'interface Sauvage / Domestique  
55 1. Phase descriptive : session d'échantillonnage Sauvage / Domestique 'one shot' et questionnaires au près des éleveurs  
55 2. La télémétrie  
56 3. Spatialisation des interactions dans la population sensible domestique.  
57 4. Suivi épidémiologique par sérologie.  
58 5. La détection de macro-parasites dans l'environnement  
60 Méthodes d'analyses des données récoltées  
60 1. Les modèles linéaires  
61 2. La télémétrie et l'estimation du contact  
62 3. Les analyses réseaux  
62 4. Occupation des sites et capture – marquage - recapture (CMR)

## 68 ETUDE EXPLORATOIRE LES MALADIES SAUVAGES – DOMESTIQUES A L'INTERFACE

### 72 SECTION 1 CONTACTS INTERSPECIFIQUES, TRANSMISSION ET IMMUNITE :

*Le cas de la diffusion de la fièvre aphteuse entre buffles et vaches*

72 Variations des contacts: saisonnières, inter- sites et inter-individuelles  
75 Incidence et Réversion des anticorps de la fièvre aphteuse  
77 Durée de vie des anticorps : protéines structurales vs non structurales  
78 Effets de la vaccination  
79 Infection indirecte : survie des virus aphteux dans l'environnement  
82 Pour aller plus loin...

### 86 SECTION 2 S'EVITER OU SE RENCONTRER?

86 **SE RENCONTRER** : Les incursions domestiques vers le sauvage et vice versa  
86 Distribution des ressources entre nos sites  
86 La végétation  
90 L'eau  
90 Domaines vitaux des troupeaux  
92 **S'EVITER** : Les perceptions des risques par les éleveurs  
92 Perception du risque infectieux incarné par la faune sauvage



97 93 La perception du risque de prédation ?  
Pour aller plus loin...

102 SECTION 3 DE L'INTRODUCTION A LA DIFFUSION INTRA-SPECIFIQUE :  
INTERACTIONS AU SEIN D'UNE POPULATION SENSIBLE. *Le cas de la fièvre aphteuse et du bétail*

107 Pour aller plus loin ...

112 SECTION 4 L'INTERFACE UNE ZONE D'ACCUMULATION OU DE DILUTION ?

114 Pour aller plus loin ...

118 DISCUSSION

118 Nos résultats en miroir d'études similaires  
118 Multiplicité des déterminants du risque de débordement, complexité des processus  
et difficulté de généralisation  
121 Processus et déterminants écologiques  
121 Comprendre l'occupation et l'utilisation de l'espace  
123 Replacer les interactions épidémiologiques entre deux espèces dans le cadre  
de leurs communautés  
124 Des processus et déterminants sociologiques méconnus  
124 Processus et déterminants épidémiologiques  
127 Le risque de transmission interspécifique est-il la seule composante du risque d'émergence?  
127 Modèles intégratifs des processus épidémiologiques : l'apport potentiel des modèles  
mécanistiques à la compréhension des dynamiques épidémiologiques  
128 L'apport des modèles statistiques à l'interprétation des données sérologiques  
130 La gestion des interfaces : espaces sauvages vs anthropiques : comment coexister ?  
Des clés pour gérer  
130 Le contrôle de la fièvre aphteuse, en route vers l'éradication ?  
133 Améliorer les stratégies de surveillance ?  
133 Les méthodes d'échantillonnage et d'analyse des données permettant de tenir  
compte l'incertitude  
134 S'appuyer sur la surveillance des maladies endémiques pour améliorer la  
détection d'évènements émergents  
137 Les méthodes participatives  
136 Améliorer l'aménagement du territoire pour limiter les interactions

138 sauvages-domestiques?  
Protéger pour se protéger ?

142 PERSPECTIVES

142 De l'éco-épidémiologie vers une approche 'un monde, une santé'  
142 Et demain ?

143 EPILOGUE

146 BIBLIOGRAPHIE

170 REMERCIEMENTS

184 ANNEXE 1

Infections burden of ungulate populations living at different wildlife/livestock interfaces within the Great Limpopo TransFrontier Conservation Area in Zimbabwe

208 ANNEXE 2

Contact rates with buffalo explain foot-and-mouth disease dynamics in cattle at the periphery of TransFrontier Conservation Areas in southern Africa

242 ANNEXE 3

Does predator presence influence the risk of pathogen transmission from wild to domestic herbivores at the edge of protected areas?

266 ANNEXE 4

Coexisting with wildlife in TransFrontier Conservation Areas in Zimbabwe : cattle owner's awareness of disease risks and perceptions of the role played by wildlife

288 ANNEXE 5

Characterising tick communities at a wild-domestic interface using repeated sampling protocols and models

314 ANNEXES 6-7-8-9

Les posters et la frise historique de l'éco-épidémiologie



# FIGURES

**29 Figure 1** : Number of scientific papers registered in web of knowledge since the beginning of the 20th century with following key words: (1) 'Epidemiology', (2) 'Ecology' and (3) 'Ecology and Epidemiology'

**35 Figure 2** : Relation between specific richness, way of transmission and basic reproduction number (Roche et al. 2008)

**39 Figure 3** : Pictogram of wild-domestic-human interface and risk factors studied in this manuscript on risks diseases transmission from wild to domestic animals (hatched area) and with number of section considered in brackets (inspired from Daszak 2000)

**45 Figure 4** : Study areas with National parks studied inserted in TransFrontier Conservation Areas

**46 Figure 5** : Growth of cattle populations at the edge of the protected areas studied (Mabale, Chezhou, Sialwindi are diptanks in Dete- Hwange area and Malipati is the diptank in Gonarezhou area)

**51 Figure 6** : FMD zones before 2000 and fences deployment (Foggin 2010)

**51 Figure 7** : Shifting boundaries in western Zimbabwe. Chapter 3 Living on the edge

**56 Figure 8** : Telemetry protocol: GPS collars effort according to sites and species

**57 Figure 9** : Cattle sampling strategies

**59 Figure 10** : Hypothetical foot and mouth antibodies dynamic for cattle population depending on the antigens type: vaccination and infection

**59 Figure 11** : Ticks sampling strategy according to spatial compartments (national park, interface or communal lands without wildlife interactions) and to the composition of ungulate hosts

**60 Figure 12** : Maximum likelihood parameter estimation an illustration from (Choisy et al. 2007)

**61 Figure 13** : Volume overlap illustration between one cattle and one buffalo at the Malipati-Gonarezhou interface with the movement based kernels (Benhamou and Cornelis 2010)

**64 Figure 14** : To sum up the different sections and the different level of study

**65 Figure 15** : Spatial level guide (sites in green boxes are close to national park and sites in grey boxes are far from national park).

**69 Figure 16** : Synthesis of diseases prevalence estimated in sympatric ungulates at the interface of Gonarezhou national park in 2008 (Stars are representative of the prevalence estimates: one star = low; 5 stars high)

**73 Figure 17** : Maps of cattle and buffalo home ranges (red- brown & red-yellow respectively) and contacts at 3 national parks (NP) borders in southern Africa (KAZA-TFCA : Hwange-Dete and GL-TFCA : Gonarezhou-Malipati and Kruger-Pesvi)

**73 Figure 18** : Mean of the cattle/buffalo contact index (0-15d; 0-300m) in the 3 study sites and during the 4 seasons covered by the study

**74 Figure 19** : Distribution of buffalo/ cattle contacts among the communal, interface and national park compartment in the three study sites.

**74 Figure 20** : Network representations of buffalo-cattle contacts among tracked individuals in the three study sites.

**74 Figure 21** : Network representations of buffalo-cattle contacts for varying temporal windows in Pesvi-Kruger. The spatial window is fixed at 0m to 300m

**76 Figure 22** : Seasonal variation in FMD serological incidence in the two study areas for natural infection and 'NSP' detection

**76 Figure 23** : FMD serological incidence and reversion of according to areas and at different distances to national parks in the two study areas for natural infection and 'NSP' detection

**76 Figure 24** : Relationship between NSP (infection) and SATs (infection and vaccination) incidence and reversion rates and the 'buffalo contact index' in sites close to national parks

**77 Figure 25** : FMD Incidence probabilities 'NSP' and 'SATs' for the two sites followed without vaccination Dete and Tinde

**78 Figure 26** : FMD Reversion probabilities 'NSP' and 'SATs' for the two sites followed without vaccination Dete and Tinde

**80 Figure 27** : Cattle and buffalo home ranges and contacts according to seasons in Dete - Hwange interface

**80 Figure 28** : Incursion proportions of cattle inside Hwange National Park depending on season and the distance to water access

**81 Figure 29** : Probability of foot and mouth disease infection for cattle living at the Hwange - Dete interface according to cattle incursion inside the protected area.

**87 Figure 30** : Google earth pictures from our study sites: An illustration of an anthropogenic gradient at the interface.

**87 Figure 31** : NDVI estimations in communal lands and protected areas of the 3 sites studied

**88 Figure 32** : Cattle and buffalo land utilizations in the 3 study sites Percentage of GPS localizations recorded on each compartment (national park and communal land)

**89 Figure 33** : Synthesis of cattle / buffalo - incursion / excursion between national park (NP) and communal lands (CL) with the spatial overlap estimated from kernel computations between the sympatric species

**90 Figure 34** : Water distribution in the form of water pans, boreholes and rivers in communal lands and national parks of the study sites

**94 Figure 35** : Relationship between probabilities of incursion cattle incursion probability inside protected areas according the lion of the potential risk of predation



94 **Figure 36** : Lions localizations proportions among seasons and according to spatial compartment in interaction or not with cattle tracked with GPS

94 **Figure 37** : Lions lands occupancy among communal lands, buffer area and protected areas - the case of Hwange NP-Dete

96 **Figure 38** : Landscape of risk illustration with the 3 species and contacts with the 3D kernel representation at the right

98 **Figure 39** : Conceptual model of cattle movements across border between national park and communal lands according to potential factors influencing the interaction

98 **Figure 40** : An example of cattle movements depending on seasons and according to potential factors identified in our study. The case of Dete-Hwange interface between dry and wet seasons

103 **Figure 41** : Sites presentations for the two national parks studied, owners spatializations and diptanks affiliations

105 **Figure 42** : Owners spatialized networks in Gonarezhou-Malipati interface according to seasons and density estimations (unimodal networks)

105 **Figure 43** : Foot and mouth disease incidence model according to diptank and seasons

106 **Figure 44** : Foot and mouth disease incidence generalized linear model with cattle network densities, percentage of cattle incursion

inside the national park, the index of buffalo contact (computed with GPS data) and the age as fixed effects and individuals as random effect.

106 **Figure 45** : (a) Graph simplification by block modeling and identification of group of owners with determinants roles in the network (b) Bimodal networks representation with two nodes types (owners and water pan used) and spatialized in map

107 **Figure 46** : Bovine tuberculosis progression in buffalo populations. Start in south of Kruger National Park in middle of the 20th century to reach Zimbabwe in 2008 in the south of the Gonarezhou National Park

113 **Figure 47** : Ticks density estimations for 2 genus of southern Africa according spatial compartment (i.e. national park, interface and communal lands) and by sampled pan

114 **Figure 48** : Ticks densities or presence according to the host Shannon index at the Hwange – Dete interface.

119 **Figure 49** : Summary of empirical results produced to describe the drivers of inter-specific infections at the interface system between communal lands and protected areas.

121 **Figure 50** : Pathogens spillover between wild and domestic ungulates at the edge of protected areas according to factors studied in this thesis: anthropogenic pressure (estimated with the vegetation index -NDVI), predation risks (modulate the frequency of incursion of domestic ungulates in the protected areas) and domestic-wild contacts (estimated with telemetry protocols)

129 **Figure 51** : Integrated modeling from field to computer in eco-epidemiology (inspired from Lloyd-Smith et al. 2009).

135 **Figure 52** : Improvement of surveillance strategies in southern countries

137 **Figure 53** : Land management possibilities at the periphery of national parks

38 **Table 1** : Overview of disease transmissions between wild and domestic vertebrates and the type of ecotone involved

46 **Table 2** : Comparison between the three sites studied

54 **Table 3** : Summary of ticks species ecology in southern Africa for the three genus (Walker et al.)

58 **Table 4** : Seasons covered by the serological monitoring our study

91 **Table 5** : Mean of home ranges sizes in km<sup>2</sup> between April 2010 and September 2011 over individuals tracked by telemetry for Buffalo and Cattle in the three study sites

103 **Table 6** : Connectivity (Connect) and density estimations by season and diptank

ENCADRES

28 **Encadré 1** : Le changement climatique

31 **Encadré 2** : Les modèles mécanistiques en compartiments

35 **Encadré 3** : Effet dilution les conditions

45 **Encadré 4** : TFCA - TransFrontier Conservation Areas

49 **Encadré 5** : Situation politique / économique du Zimbabwe et ses conséquences sanitaires

63 **Encadré 6** : Définition des réseaux

131 **Encadré 7** : La gestion de la fièvre aphteuse

TABLES



# DEFINITIONS

Inspiré de (Guégan and Choisy 2009, Thomas et al. 2010)

**CCS** : Critical Community Size ou taille critique de la communauté.

**Diptank** : Structure locale des services vétérinaires zimbabwéens auquel chaque éleveur est rattaché. Les soins apportés au bétail consistent principalement à des sessions de 'dé-tiquage' par immersion dans des bassins d'acaricides ('diptank'), ainsi que des campagnes de vaccination.

**Domaine vital** : Aire parcourue par un individu au cours de ses activités normales d'approvisionnement, de reproduction et de soins parentaux (Burt 1943).

**Ecologie** : Science qui étudie le fonctionnement des écosystèmes naturels et anthropiques. Etude des relations des êtres vivants avec leur milieu.

**Empirisme** : Méthode qui ne s'appuie que sur l'expérience.

**Endémique** : Phénomène qui sévit en permanence ; qui est particulier à une localité, à une région donnée.

**Epidémie** : Augmentation inhabituelle et rapide du nombre d'individus infectés dans un milieu donnée et pendant une période de temps limitée.

**Epidémiologie** : Science qui étudie les relations entre les maladies et les divers facteurs intervenant dans leur apparition et leur développement.

**Facteurs proximaux** : Facteurs qui déclenchent,

perturbent et règlent des processus biologiques. S'interrogent sur le comment. S'opposent aux facteurs ultimes.

**Facteurs ultimes** : Facteurs qui au cours de l'évolution ont une action déterminée et maintiennent les modalités des processus.

**Holistique** qui relève de l'holisme, qui s'intéresse à son objet comme constituant un tout.

**Incidence sérologique**: Phénomène pour un hôte d'acquisition d'anticorps dirigés contre un pathogène entre deux temps de mesure.

**Métapopulation** : Une population de populations (sous-populations) connectées entre elles par des migrations d'individus.

**Modèle de Gause** : Les espèces ne peuvent coexister que lorsqu'elles occupent des niches suffisamment différentes (1935).

**Population naïve** : Population d'individus d'hôtes n'ayant jamais été infectée par une maladie donnée. Tous les individus sont donc susceptibles ou sensibles.

**Population réservoir** : Population d'individus d'hôtes dans lequel un agent infectieux vit et se multiplie. L'agent infectieux dépend principalement de cet hôte réservoir pour sa survie et pour pouvoir être transmis à un hôte réceptif. L'espèce réservoir ne souffre généralement pas de l'infection.

**Réseaux trophique** : Ensemble de chaînes trophiques étroitement reliées entre elles, les liens trophiques formant la base du réseau. Les réseaux trophiques forment une des bases

fonctionnelles des écosystèmes permettant le flux d'énergie des producteurs primaires jusqu'aux prédateurs dominants.

**Réversion sérologique** : Phénomène pour un hôte de perte d'anticorps dirigés contre un pathogène entre deux temps de mesure.

**Résilience écologique** : Capacité d'un écosystème, d'un habitat, d'une population ou d'une espèce à retrouver un fonctionnement et un développement normal après avoir subi une perturbation importante.

**Sympatrique** : Se dit d'espèces qui vivent dans une même zone sans s'hybrider.

**Taux de reproduction basal R0**: Représente le nombre moyen d'infections secondaires dues à l'introduction d'un individu infecté dans une population entièrement susceptible.

**Trait d'histoire de vie** : Trait caractérisant le cycle de vie d'une espèce. On considère généralement les traits d'histoire de vie comme des traits dont la variation va fortement modifier la valeur sélective d'un individu. Exemples : âge et taille à maturité, fécondité, qualité (taille) des jeunes produits, survie, longévité, etc.

**Valeur sélective** : Espérance de la contribution relative aux générations ultérieures d'une classe (allèle, génotype, classe phénotypique d'individus). Elle est estimée, suivant les situations, par une ou plusieurs composantes (survie, fertilité, nombre de descendant à la génération suivante, etc.) associées à la classe considérée (fitness en anglais).

**Vecteur** : Se dit d'une espèce hôte dispersant une

maladie.

**Zoonose** : Infection ou maladie infectieuse transmissible des animaux vertébrés aux humains, dans les conditions naturelles.

# ABREVIATIONS

**CMR** : Capture-Marquage-Recapture

**ELISA** : Enzyme Linked ImmunoSorbent Assay

**FAO** : Food and Agriculture Organization

**GF-TADS** : Global Framework for the control of Transboundary Animal DiSeases

**GL-TFCA** : Great Limpopo TransFrontier Conserva-  
tion Area

**KAZA-TFCA** : Kavango-Zambezi TransFrontier Con-  
servation Area

**GPS** : Global Positioning System

**IUCN** : Internationale Union for Conservation of Nature

**NDVI** : Normalized Difference Vegetation Index

**NP / PN** : National Park - Parc National

**NSP** : Non Structural Protein

**OIE** : Organisation International des Epizooties

**SADC** : Southern African Develpment Community

**SATs** : Southern African Territories

**SIDA** : Syndrome d'ImmunoDéficiency Acquis

**WHO** : World Health Organization





# INTRODUCTION

---

## Un monde en déséquilibre

**C**omment expliquer la pandémie du SIDA du 20ème siècle ? Les interactions entre l'homme et les singes des forêts d'Afrique équatoriale existent depuis des millénaires (Wrangham et al. 1999, Hahn et al. 2000, Wolfe et al. 2005). La chasse d'animaux sauvages et leur consommation sont en effet des pratiques ancestrales pour les hommes qui peuplent ces régions du monde. Ces activités cynégétiques sont naturellement liées à un risque accru de transmissions interspécifiques de pathogènes. Pourtant, les premiers cas humains du Syndrome d'ImmunoDéfiance Acquise ne furent détectés que dans les années 1980 aux Etats-Unis. Le virus fût identifié quelques années plus tard simultanément par des chercheurs français et américains. Il a par la suite été établi que le franchissement de barrière d'espèces du virus, des singes aux hommes, datait des années 1930 (Korber et al. 2000).

Prendre l'exemple du SIDA pour introduire ce doctorat, permet d'illustrer l'émergence ou la réémergence depuis le début des années 1980 de nombreuses maladies infectieuses humaines et animales (Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005). Evènements d'émergence qui font suite à une relative période de prospérité écologique et épidémiologique d'après-guerre (i.e. les trente glorieuses de 1950 à 1980 (**frise annexe 9**)) (Horiuchi 1992). En effet, l'éradication de la variole, les campagnes de vaccination, l'antibiothérapie de masse, la croissance économique et le plein emploi avaient alors permis à une grande frange de la population mondiale (humaine et animale) d'augmenter son espérance de vie (Lee 2011). Cet indicateur serait cependant aujourd'hui en déclin selon certains experts (Lutz et al. 2001). Pourquoi

un tel phénomène? Quels sont les facteurs de l'émergence et de la diffusion de maladies telles que le SIDA au 20ème siècle ?

Les années 80 marquent l'histoire récente des sociétés. Elle représentent une période charnière entre cycles de progrès et cycles de crises. En effet, à l'aube du 21<sup>ème</sup> siècle les crises sont nombreuses et variées : financières (Masood 2009, Haldane and May 2011), climatiques (Raupach et al. 2007, anonymous 2012), environnementales (Hooper et al. 2012), spirituelles, religieuses (Esteban et al. 2012), alimentaires (von Braun 2008, Garrett 2012) mais également sanitaires (Jones et al. 2008, Dobson 2009). Ces crises sont certainement interdépendantes (Hulot 2004) et expliquent, pour une partie, l'émergence de nouvelles maladies telles que le SIDA.

Pour expliquer l'émergence du SIDA au 20ème siècle, de nombreux facteurs sont avancés à ce jour dans la littérature : (i) une lutte pour l'espace et ses ressources avec des incursions humaines de plus en plus fortes dans les forêts d'Afrique centrale par l'ouverture de routes, stimulant la consommation de viande de brousse, (ii) le développement d'activités économiques due à la globalisation et à l'intensification des échanges entre l'Afrique équatoriale et le reste du monde, (iii) une endémisation de la misère accompagnée d'une augmentation des activités de prostitution liées au tourisme et au commerce (Peeters et al. 2009), et potentiellement (iv) les conséquences d'actions thérapeutiques passées où l'antibiothérapie de masse des années 30 aurait libéré les hôtes de leurs bactéries pour faire place aux virus (Grmek 1989). **Finalement**, c'est bien la concomitance d'évènements qui semble avoir constitué un terreau fertile à l'émergence du virus, à cette époque et dans ce contexte.

Ainsi la compréhension des mécanismes d'émergence, ou la diffusion d'un pathogène entre espèces ou au sein d'une même espèce, semble nécessiter l'intégration de nombreux paramètres issus de domaines aussi distants que sont les sciences vétérinaires, les sciences économiques, sociales ou écologiques.

**M**on doctorat aborde en particulier un phénomène pouvant générer des émergences et dont l'étude nécessite d'adopter un cadre pluridisciplinaire. Ce phénomène est celui des transferts de pathogènes entre populations sauvages et domestiques aux interfaces entre espaces ruraux et espaces dédiés à la protection des écosystèmes naturels. Cependant avant de se lancer dans la compréhension de tels 'épisystèmes' (O'Connor et al. 2012), un corpus de références historiques, théoriques et méthodologiques doit être présenté. Ces apports contextuels permettront d'introduire au mieux l'étude de ces processus pluri-factoriels.

## La globalisation des pathogènes

L'histoire des populations européennes, au cours des siècles derniers, nous permet d'introduire le phénomène de globalisation des pathogènes. La compétition pour l'espace, les conditions climatiques rudes, en opposition aux milieux tropicaux, détermineront l'organisation de ces sociétés autour de la culture d'espèces végétales et de l'élevage d'animaux domestiqués (Diamond 2002). Ce besoin d'organiser, de stocker les ressources pendant les périodes infertiles, de commercer, de constituer des organisations politiques, générera des sociétés structurées avec de fortes densités humaines organisées autour de villes. Ces conditions démographiques seront un des facteurs clé de l'émergence des maladies

contagieuses majeures telles que la variole, la rougeole, la grippe ou le typhus. Ces infections détermineront par la suite les caractéristiques immunitaires des peuples du vieux continent (Diamond 1997).

Les premières grandes rencontres documentées à ce jour entre 'nouveaux hôtes' et 'nouveaux pathogènes' eurent lieu lors des plus grands mouvements de populations pendant la colonisation du nouveau monde par les européens au 15<sup>ème</sup> siècle. Les maladies endémiques de l'Europe eurent raison de nombreuses populations sur d'autres continents. La transmission de pathogènes issus de populations 'résistantes' ou 'immunisées' vers des populations 'non immunisées' fut décisive dans les conquêtes des territoires. L'inverse fut naturellement observé chez les populations de colons qui souffrirent des maladies tropicales





Africaines, Indiennes ou Asiatiques comme la fièvre jaune.

Ainsi, un grand nombre de pathogènes a de nos jours été dispersé à une échelle mondiale grâce aux flux de marchandises et d'individus qui animent les sociétés depuis des siècles (Brown and Hovmoller 2002, Pepperell et al. 2011). En particulier, depuis les années 1930, Le développement du transport aérien aura permis de lier plus facilement et plus fréquemment des individus habituellement séparés par des milliers de kilomètres (**frise annexe 9**). Ces nouveaux liens physiques auront fait naître le phénomène de 'globalisation microbienne' en permettant un brassage international des pathogènes ('The globalized microbial world' (McMichael 2004)).

### L'immunisation et l'évolution des pathogènes

Parallèlement à l'intensification des échanges, l'antibiothérapie de masse a été mise en place chez les populations humaines et animales après la découverte de la pénicilline par Fleming en 1928. Les grandes maladies infectieuses de 19<sup>ème</sup> siècle comme la lèpre, la tuberculose ou la peste ont ainsi pu être combattues dans de nombreux pays.

Des actions de santé publique à large échelle ont également été réalisées à l'aide des campagnes de vaccinations. Cependant, ces deux avancées sanitaires considérables pourraient aujourd'hui être victimes de leur succès et de leur utilisation massive.

Conformément aux lois co-évolutives de '**course aux armements**' entre un hôte et un pathogène (Lotka 1927) ou au '**modèle de la reine rouge**' (Carroll 1998), deux adversaires acquièrent sans cesse, par un enchaînement de pressions sélectives réciproques, de nouvelles adaptations (i.e. traits, fonctions) pour ne pas être distancés

par l'autre (Gualde 2006). Nous assistons par conséquent aujourd'hui à des phénomènes de résistances bactériennes aux antibiotiques (Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005) ainsi qu'à l'émergence de souches virulentes face à la vaccination (Mackinnon, 2004). Les actions thérapeutiques ciblent principalement les agents majeurs des maladies ou 'germes dominants'. Les germes dit 'mineurs' peuvent alors émerger une fois les populations de germes 'dominants' atténuées (Omenn 2010). Le cas du vaccin actuel contre les papillomavirus, qui cible uniquement 4 génotypes dominants responsables de cancer alors que 200 autres existent, illustre ce phénomène de pressions de sélection différentielles entre germes 'dominants' vs 'mineurs' (Dillner et al. 2010).

Qui plus est, une politique de vaccination ne vise pas à protéger un individu mais bien une population, à l'inverse de l'antibiothérapie. Si le taux de couverture vaccinale préconisé n'est pas atteint des phénomènes de ré-émergence virale peuvent alors être observés. L'épidémie nationale de rougeole en 2011 en France avec une occurrence de cas dans le sud-est du pays, où

#### MODELE DE LA REINE ROUGE

*- 'Bien dans notre pays, dit Alice toujours un peu chancelante, vous vous retrouveriez certainement quelque part ailleurs si vous courriez très vite et longtemps, comme nous l'avons fait'. - 'Une sorte de pays lent' dit la Reine. - 'Maintenant, ici, voyez-vous, il vous faut courir aussi vite que vous le pouvez pour rester à votre place. Si vous voulez aller ailleurs il vous faut courir au moins deux fois plus vite*

les couvertures vaccinales étaient les plus faibles, en est un exemple récent (Institut national de prévention et d'éducation pour la santé et al. 2011).

Les pressions de sélections sur les pathogènes depuis plus de soixante-dix ans ont ainsi considérablement augmenté (Omenn 2010) et malgré des échanges de pathogènes sur des temps anciens et récents des maladies continuent d'émerger encore au XXI<sup>ème</sup> siècle.

### L'émergence de pathogènes et le rôle des transferts interspécifiques

La domestication des espèces au néolithique puis l'organisation de la société et la sédentarisation ont eu pour conséquence une promiscuité accrue entre les hommes et leurs animaux domestiques ou commensaux tels que les rats et les souris (Thomas et al. 2012). Cette promiscuité a ainsi provoqué les premiers échanges de pathogènes, cette fois-ci, entre les hommes et les animaux (**frise annexe 9**). Les hommes de cette époque ont naturellement souffert de ces premières maladies infectieuses d'origine animale. Ces échanges de pathogènes entre espèces, en anglais communément qualifiés de '*spillover*' ou 'débordements' (Power and Mitchell 2004b, Kelly et al. 2009) sont encore aujourd'hui fréquemment observés. Selon certaines estimations **75%** des maladies émergentes ou ré-émergentes chez l'homme, depuis le siècle dernier, seraient issues d'un transfert horizontal à partir d'animaux sauvages ou domestiques (Daszak et al. 2000, Taylor et al. 2001, Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005, Jones et al. 2008, Lloyd-Smith et al. 2009). L'homme serait de plus en plus en contact avec les espèces animales allant des espèces domestiques, aux espèces de compagnie ou sauvages. Ainsi le brassage interspécifique de pathogènes vit peut-être

aujourd'hui sa deuxième période dorée '*golden age*'.

De nombreuses espèces animales peuvent être une source de transmission de pathogènes à l'homme. L'ensemble des animaux ne jouerait cependant pas le même rôle dans ce transfert parasite entre l'homme et l'animal. Une classification de groupes d'animaux à risque a été proposée (Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005). Ce ne sont pas particulièrement celles avec qui nous partageons le plus de patrimoine génétique, comme les grands singes, qui représentent les risques les plus importants en terme de partage de pathogènes. En effet, la notion de promiscuité s'impose encore une fois puisque ce sont avec les mammifères **ongulés** que les hommes partagent le plus de pathogènes zoonotiques. Les bovins constituent une proportion importante des espèces incriminées. Deux-cents-cinquante espèces de pathogènes zoonotiques sont répertoriées chez les ongulés ; dont 50 sont classées comme émergentes ou ré-émergentes (Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005). Cette statistique est principalement attribuée aux bactéries et aux rickettsies pour qui des résistances aux antibiotiques sont observées. Les deux groupes d'animaux identifiés par la suite comme les plus à risque sont les carnivores et les rongeurs.

### Les zone inter-tropicales : zones d'intérêt pour le transfert interspécifique et l'émergence de pathogènes

Depuis une quinzaine d'années, de nombreuses études portent sur la biogéographie des maladies infectieuses à grande échelle. Il a été démontré que la distribution de la diversité spécifique des agents pathogènes (principalement humains) se rapproche de celle observée chez les animaux

ou les végétaux avec une forte concentration autour des zones intertropicales (Guernier et al. 2004a). Des hypothèses proposent une origine des *taxa* dans ces régions équatoriales avec un élargissement des aires géographiques vers les pôles (*Out of the Tropics Model* (Jablonski et al. 2006).

Les zones intertropicales constitueraient donc le berceau de la vie humaine, animale, végétale et microbienne avec des stratégies de dispersion sur l'ensemble du globe. Trois facteurs semblent avoir récemment favorisé ces échanges de pathogènes interspécifiques dans les régions intertropicales (Patz et al. 2004, Jones et al. 2008).

Le **premier** concerne l'augmentation des activités d'élevage à la périphérie des espaces dédiés à la protection de la nature. Cette tendance est naturellement à relier à la multiplication des espaces de conservation sur le globe depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle où la surface des aires protégées a augmenté de 500 % en près de 30 ans (Wittemyer et al. 2008). Parallèlement à cette

tendance, une démographie galopante génère une pression anthropique croissante sur les milieux naturels (Patz et al. 2000, Lee 2011). Ces pratiques d'élevage augmenteraient ainsi considérablement le contact entre animaux sauvages et domestiques

Le **deuxième** facteur porterait sur l'érosion de la biodiversité qui, dans les zones inter-tropicales, affecterait particulièrement les prédateurs supérieurs. Cette perturbation de la chaîne trophique modifierait fortement les pressions de sélection sur les hôtes et leurs pathogènes (Ostfeld and Holt 2004, Cleaveland, 2007, Roy and Holt 2008).

Enfin, le **troisième** facteur identifié dans la littérature concerne les effets du changement climatique notamment sur les conditions d'accès aux ressources à la surface du globe. Des phénomènes d'aridification sont observés dans certaines régions, notamment dans les zones inter-tropicales, accentuant ainsi la compétition

pour l'accès à l'eau. (Harvell et al. 2009, Lafferty 2009, Ostfeld 2009, Randolph 2009). Cette compétition augmenterait considérablement les contacts entre hôtes, en amplifiant la diffusion des pathogènes (**voir Encadré 1 pour plus de détails**).

Etant donnée la multiplicité des causes d'émergence ou de réémergence des maladies (McMichael 2004), la mise en place de champs de recherche transdisciplinaires s'est révélée nécessaire pour la compréhension des mécanismes en jeu dans de ces phénomènes. Ainsi l'**éco-épidémiologie** s'est particulièrement imposée à la fin du 20<sup>ème</sup> siècle (Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005).

Epidémiologie et écologie : deux disciplines complémentaires

Le terme '**épidémiologie**' se retrouve dans les écrits dès 1855 et décrit une discipline qui étudie les facteurs influençant la santé. Le terme

'**écologie**' fut quant à lui défini en 1866 et décrit une discipline qui étudie les relations entre les organismes (CNRTL Centre national de ressources textuelles et lexicales). Nous pouvons observer sur la **Figure 1** qu'un brassage intellectuel entre ces deux disciplines s'est opéré depuis les années 1960. Une augmentation exponentielle du nombre d'articles scientifiques publiés depuis le siècle dernier sur ces thématiques s'est opérée. L'alliance entre écologie et épidémiologie s'est ensuite formalisée dans les années 1980 après quelques années de balbutiements.

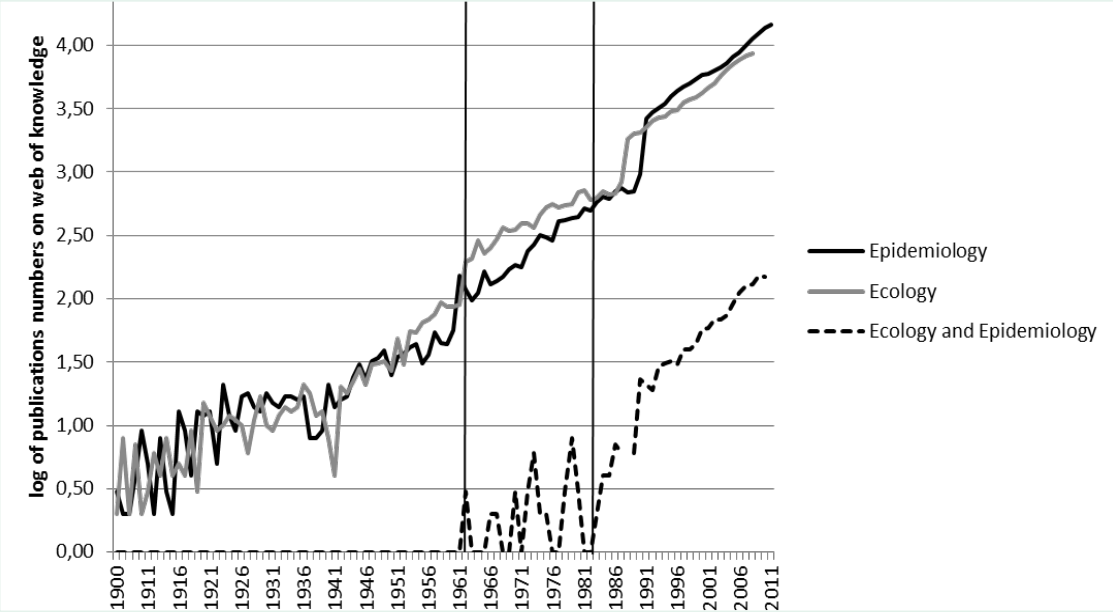
Les pathogènes ont souvent occupé une place marginale dans les modèles écologiques (Thomas et al. 2007). Ils occupent, cependant, un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes.

Mac Arthur fut un des précurseurs des lois empiriques de l'écologie à grande échelle (MacArthur 1972, Hubbell 2001). Ces approches macro-écologiques reposent sur une démarche

ENCADRE 1 : Le changement climatique

Les révolutions industrielles européennes du 18<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> siècle, et plus récemment des pays émergents, auront eu raison de la stabilité du climat (Carpentier 2011). L'anglais Broecker fut l'un des premiers à le prédire et à nommer le phénomène de '*Global warming*' ou changement climatique (Broecker 1975). En 1988, un groupe d'experts intergouvernemental se rassemble pour réfléchir à l'évolution du climat et créent le GEIC (Global Environment Information Centre) renommé GEOC (Global Environmental Outreach Centre) en 2012 pour souligner l'élargissement des domaines de compétence impliqués dans cette réflexion.

Ce groupe d'experts anticipe les changements majeurs au niveau des températures, de l'humidité, de la distribution des habitats, des vecteurs, des hôtes et par conséquent des agents infectieux (Last JM 1993). La température moyenne de la surface de la terre a augmenté de 0.8°C pendant le siècle dernier avec une augmentation significative les 30 dernières années (Omenn 2010). Cette augmentation a été observée simultanément à l'augmentation du dioxyde de carbone dans l'atmosphère. Le changement climatique exacerbe les problèmes de répartition des ressources à l'échelle du globe et notamment celle de l'eau (Hoekstra and Chapagain 2008) qui a toujours structuré l'implantation des peuples (Cisse et al. 2011)



**Figure 1 :** Number of scientific papers registered in web of knowledge since the beginning of the 20th century with following key words: (1) « EPIDEMIOLOGY », (2) « ECOLOGY » and (3) « ECOLOGY and EPIDEMIOLOGY »



plus systémique et inductive que la démarche hypothético-déductive classique en écologie. Les objectifs de cette nouvelle approche sont d'inférer les processus à l'œuvre dans le comportement des systèmes écologiques complexes. Cette discipline est devenue populaire depuis une vingtaine d'années grâce au développement de technologies informatiques et à la mutualisation des données. Ces éléments ont permis de développer des capacités de calculs importantes et de réaliser des analyses statistiques robustes (Rohani and King 2010).

Les pathogènes font partie des composantes majeures de ces systèmes complexes. En effet, les pathogènes affectent la survie et le succès de reproduction de leurs hôtes (Michalakis and Hochberg 1994). Ils représentent donc des déterminants importants de leur valeur sélective ainsi que des dynamiques de leurs populations. D'autre part, les pathogènes peuvent modifier les comportements sexuels, alimentaires et sociaux de leurs hôtes (Hurd 2009)(Agnew et al. 2000). L'écologie permet de comprendre les influences de l'environnement biotique et abiotique sur les relations hôtes - pathogènes.

Nous allons décrire dans les paragraphes qui suivent les apports au domaine de l'épidémiologie de diverses branches de l'écologie, telles que l'écologie comportementale, l'écologie fonctionnelle, l'écologie évolutive et l'écologie des communautés.

### Les contacts en épidémiologie et la diffusion de pathogènes

Les modèles mathématiques ont eu une grande importance dans la compréhension des phénomènes de diffusion d'un pathogène dans une population (Anderson and May 1991).

Sans entrer dans le détail de cette discipline extrêmement riche, il est important de connaître les éléments de base des modèles de processus épidémiologiques afin d'améliorer l'intégration entre approches théoriques et empiriques. Ces éléments sont présentés dans l'**encadré 2**.

Dans ces modèles, un des paramètres qui influence le plus la probabilité d'infection des individus sensibles, mais aussi la capacité de diffusion d'un pathogène, est le **taux de contacts** d'un individu sensible avec un individu infecté et plus généralement avec le pathogène (Anderson and May 1991, Keeling and Rohani 2007). Or l'estimation de ces taux de contacts se heurte le plus souvent à l'absence de données permettant de quantifier ces interactions (Patz et al. 2004). La paramétrisation des modèles décrivant les processus qui gouvernent les dynamiques épidémiologiques repose souvent sur des hypothèses en ce qui concerne les taux de contacts. Ces approximations peuvent alors conduire à des conclusions erronées (Smieszek 2009). Ce problème est particulièrement aigu pour l'étude des mécanismes gouvernant les dynamiques épidémiologiques dans des contextes multi-spécifiques. En effet, ces modèles impliquent l'évaluation des fréquences d'interactions entre individus d'une même espèce et entre espèces (Lloyd-Smith 2005, Perkins et al. 2009, Woodroffe et al. 2009).

L'apport de l'écologie à l'épidémiologie peut alors être très important pour la quantification des fréquences de contacts et la compréhension des mécanismes qui les génèrent. Ces interactions n'étant statiques ni dans le temps ni dans l'espace, leurs compréhensions passent par l'étude des mouvements des populations humaines ou animales.

## ENCADRE 2 : LES MODELES MACANISTIQUES EN COMPARTIMENTS

Une population à un instant  $t$  est composée d'individus Sensibles ( $S$ ) au pathogène d'étude, d'individus Infectés ( $I$ ) et d'individus Rétablis ( $R$ ). Au temps  $t+1$ , une certaine partie des individus Sensibles aura été infectée par le pathogène ( $S \rightarrow I$ ). Certains individus infectés se seront rétablis ( $I \rightarrow R$ ) alors qu'une partie des individus rétablis sera redevenue sensible au pathogène sous condition d'une immunité réversible ( $R \rightarrow S$ ). Des paramètres ont été définis pour quantifier ces changements d'états.

La force d'infection, ' $\lambda$ ', gouverne les transitions de l'état Sensibles à l'état Infectés. Une composante importante de ' $\lambda$ ' est le paramètre  $\beta$  qui rend compte du taux auquel un individu sensible subit des contacts infectieux. Ce paramètre  $\beta$  est lui-même fonction de deux paramètres : ' $c$ ' et ' $p$ ' ; ' $c$ ' étant le taux de contacts et ' $p$ ' la probabilité que le contact soit infectieux.  $\beta$  s'écrit alors sous la forme suivante :  $\beta = -c \log(1-p)$ . Le taux de guérison, ' $\gamma$ ', gouverne les transitions de l'état Infectés à l'état Rétablis.

Dans notre exemple, la population  $N$  est stable et n'est constituée que d'individus sensibles, infectés, et rétablis ainsi  $N=S+I+R$ . Naturellement, des modèles plus élaborés peuvent être considérés. Notamment, on peut relâcher l'hypothèse de stabilité de la population en intégrant les variations de taille et de composition de la population liées aux naissances et aux décès. On peut également rajouter des compartiments dans le modèle comme celui des individus en période d'incubation ou celui des individus vaccinés.

Deux modes de transmission sont distingués :

(1) Les **transmissions de type densité dépendante** s'appliquent aux maladies fortement contagieuses comme la fièvre aphteuse ou la grippe (Haydon et al. 1997). La densité des hôtes dans la population influence le nombre de contacts potentiellement infectieux entre hôtes. Le taux de contact augmente avec la densité des hôtes (McCallum et al. 2001) ce qui entraîne une augmentation de la force d'infection ' $\lambda$ ' et du taux de reproduction basal ( $R_0$  – proxy de la diffusion d'une maladie). La force d'infection prend alors la forme suivante :  $\lambda = \beta I$ .

(2) Les **transmissions de type fréquence dépendance** s'appliquent, entre autres, aux maladies sexuellement transmissibles. La densité des hôtes n'influence pas le nombre de contacts potentiellement infectieux. Les contacts entre les individus ont lieu à fréquence constante, indépendante de la densité. La force d'infection prend alors la forme suivante :  $\lambda = \beta I/N$ . Ainsi la force d'infection n'est plus proportionnelle au nombre de malades dans la population hôte mais à la proportion de malades dans la population (McCallum et al. 2001).

Naturellement, la présentation de ces deux modes de transmission simplifie la complexité des systèmes biologiques afin d'améliorer leur compréhension. La majorité des stratégies de diffusion des pathogènes se trouve en réalité dans des situations entre densité et fréquence dépendance

## Contacts et déplacement

Pourquoi se déplacer ? Quels sont les processus de décision d'un individu soumis aux variations de son environnement ?

Les réponses à ces questions participent à la compréhension des mécanismes à l'œuvre pour générer la rencontre entre un hôte et un pathogène (hébergé potentiellement par un autre hôte).

Les écologues ont développé des théories, des concepts et des techniques permettant d'étudier la distribution spatiale des individus d'une population ainsi que leurs mouvements.

Les théories de la sélection de l'habitat et de l'approvisionnement optimal (*'Optimal Foraging Theory'* (Macarthur and Pianka 1966)) tentent de décrypter l'utilisation par un individu de son environnement au sein de son domaine vital (Burt 1943), sous l'angle de la maximisation de la survie et du succès reproducteur. Elles permettent de comprendre les motivations ultimes des phases de déplacement et de stationnement des individus au sein de leurs habitats. Cette compréhension est potentiellement importante dans le domaine de l'épidémiologie car elle permet d'identifier et de caractériser les zones à risque en terme de rencontre entre hôtes et pathogènes.

Réciproquement, le risque sanitaire peut dans certains cas constituer un des facteurs déterminants dans les processus de sélection de l'habitat (Ezenwa 2004). En effet, une stratégie de défense des hôtes, autre que l'immunité, moins invasive et dite prophylactique, consisterait à éviter les sites à risque d'infection (Kiesecker et al. 1999).

Cette stratégie impliquerait une perception du

risque et un ajustement fin du comportement des hôtes notamment dans leurs déplacements (Rohr et al. 2009). Par exemple, Ezenwa a montré l'existence chez certains ongulés sauvages de comportements de sélection de sites alimentaires distants de zones de défécation de certaines antilopes, riches en larves de nématodes (Ezenwa 2004). Les comportements d'évitement de l'infection par les hôtes sont cependant moins fréquents que ceux de sélection des hôtes par les parasites. La **'course aux armements'**, entre hôtes et parasites pour se rencontrer ou s'éviter, est souvent à l'avantage du parasite. Selon les découvertes scientifiques actuelles, l'évitement des parasites par les hôtes reste difficile puisque les systèmes de reconnaissance restent limités contrairement à ceux mis en alerte face aux prédateurs. À l'inverse des stratégies d'évitement de zones potentiellement infectieuses, certains espaces pourraient être sélectionnés pour leurs apports thérapeutiques. Des comportements de choix et de consommation de plantes médicinales sont observés chez les primates (Aufreiter et al. 2001), ou les ongulés tels que les éléphants ou les rhinocéros (Lozano 1998, Aufreiter et al. 2001). Elles seraient utilisées à des fins prophylactiques ou curatives.

À une échelle plus large, le concept de niche écologique formalisé mathématiquement par Hutchinson (Hutchinson 1953) comme un hypervolume ou une 'enveloppe' où chaque dimension de l'espace représente une ressource (alimentaire, matériaux, etc.) ou une condition (température, précipitation etc) de l'environnement peut être appliquée à des hôtes, des pathogènes et des vecteurs pour identifier les régions dans lesquelles leur coexistence est possible. Ce concept a en particulier été utilisé pour cartographier le risque d'émergence future

de maladies vectorielles sous différents scénarios de changements climatiques (Estrada-Pena 2008).

## Le parasitisme et les défenses immunitaires

L'acquisition et la persistance de l'immunité sont également des paramètres fondamentaux pour les dynamiques épidémiologiques et constituent des facteurs importants dans l'émergence de maladies. Or le développement de l'immunité représente un investissement énergétique (Schmid-Hempel 2003) qui est mis en balance avec les investissements dans d'autres fonctions qui participent également à la survie et au succès reproducteur des individus. Par conséquent, l'investissement dans les fonctions immunitaires est modulé par des facteurs tels que la disponibilité des ressources alimentaires (Chew and Park 2004), la nécessité d'investir dans les activités de reproduction (Apanius 1998) ou le stress physiologique induit par des conditions environnementales défavorables. Le système immunitaire est donc fortement tributaire de l'environnement dans lequel vit l'individu (Lochmiller and Deerenberg 2000). Ces influences environnementales induisent une forte hétérogénéité des réponses immunitaires individuelles (Frank 2002). L'intégration de l'écologie fonctionnelle à l'épidémiologie peut participer à décrire ce phénomène.

La sélection naturelle, l'évolution des traits d'histoire de vie, et l'adaptation qui sont abordées par l'écologie évolutive sont également des concepts très importants pour la compréhension des phénomènes d'immunité. En effet, la sélection naturelle est le moteur des variations de la virulence et de la capacité pour un pathogène à se répandre sous les pressions de sélection engendrées par les défenses immunitaires

des hôtes (voir plus haut, le modèle de la reine rouge). Ainsi, par exemple, une immunité incomplète au sein d'une population, engendrée par un vaccin imparfait ou mal administré, peut induire une évolution de la virulence du parasite vers des niveaux plus élevés (Gandon et al. 2001). Symétriquement, l'adaptation immunitaire des hôtes au cortège de pathogènes auquel ils sont exposés est un élément fondamental dans la compréhension des dynamiques épidémiologiques et en particulier des émergences. En effet, les pressions de sélection exercées par les parasites sur les réponses immunitaires des hôtes affectent la susceptibilité des populations à différents pathogènes. Une population d'hôtes habituellement exposée à des souches répandues d'un pathogène, pourra ainsi être fortement affectée par l'introduction d'une souche plus rare (Aaron et al. 2004).

Bien que le rôle de l'immunologie des populations naturelles commence à être pris en compte dans l'écologie des maladies infectieuses (Grenfell and Dobson 1995, Hudson 2002), les phénomènes d'adaptation des pathogènes au contexte immunitaire complexe des systèmes multi-hôtes sont encore largement sous-documentés. En particulier, les réponses immunitaires associées aux débordements (ou de 'spillover') des pathogènes entre espèces sauvages et domestiques restent à explorer.

## L'utilisation des concepts de l'écologie des populations dans l'étude des processus épidémiologiques au sein de populations d'hôtes fragmentées

Des travaux majeurs ont été réalisés en éco-épidémiologie humaines ces dernières années, en particulier sur la rougeole et la coqueluche, en s'appuyant sur des séries de données



longitudinales à long terme (Rohani and King 2010). Ces études empiriques longitudinales ont permis d'étudier les dynamiques spatio-temporelles de ces maladies contagieuses en utilisant des concepts empruntés à l'écologie des populations.

Le premier de ces concepts est celui de 'métapopulation'. Une métapopulation est un réseau de sous-populations spatialement distinctes connectées via des mouvements d'individus. Les métapopulations occupent généralement des habitats fragmentés et sont caractérisées par une dynamique d'occupation des fragments d'habitats gouvernée par des colonisations et des extinctions locales. Ces colonisations et extinctions dépendent (1) des capacités de charge de chaque fragment d'habitat (i.e. le nombre d'individus pouvant occuper chaque fragment qui est une fonction de la taille du fragment) et (2) des flux d'individus entre les fragments d'habitat. La transposition du concept de métapopulation à l'épidémiologie dans les années 1960 a permis de définir la taille critique de la communauté ('critical community size : CCS). La CCS définit une taille de population seuil en dessous de laquelle un pathogène ne peut persister dans le temps sans apports extérieurs d'hôtes infectés (Bartlett 1957, Black 1966). Les modèles de métapopulation en épidémiologie ont par la suite été affinés par l'intégration des densités des sous-populations et de leurs connectivités (Cliff and Haggett 1995). Un autre concept issu de l'écologie a par la suite été utilisé à la fin des années 90 celui des dynamiques 'source-puits' (Kristan 2003). Ce concept a permis de concevoir des modèles de 'villes-villages' permettant de décrire les dynamiques des phénomènes d'épidémies et d'extinction de la rougeole et de la coqueluche dans un système constitué de 3 villes de tailles

variables au Royaume-Uni. Dans ces modèles, un pathogène ne peut pas persister sur le long terme dans une sous-population de trop petite taille. Il peut y être introduit régulièrement par des processus stochastiques de rencontre avec des individus contaminés issus de sous-populations de plus grandes tailles. Les mégapoles sont alors des sous-populations 'source' qui abritent les pathogènes de manière permanente et alimentent épisodiquement de plus petites populations d'hôtes qualifiées de 'puits' (Rohani et al. 1999). Outre les tailles des sous-populations d'hôtes, la connectivité entre populations est un paramètre déterminant de ces modèles de processus épidémiologiques dans des populations d'hôtes structurées (Black 1966, Cliff and Haggett 1995).

### L'intégration de l'écologie des communautés dans l'étude des systèmes multi-hôtes.

Un apport potentiellement important de l'écologie à l'épidémiologie est la prise en compte de l'environnement biotique dans l'étude des interactions entre un hôte et un pathogène. Ainsi l'éco-épidémiologie étoffe sa palette à partir des années 2000 en rajoutant l'échelle des communautés d'hôtes, de vecteurs et de pathogènes dans les mécanismes de diffusion d'une maladie. L'effet de la biodiversité sur le risque de transmission de maladies est un sujet d'intérêts scientifiques depuis une dizaine d'années. Décrire ce type de relation est un enjeu dont les répercussions théoriques et éthiques sont fortes. Les conséquences en termes de gestion des écosystèmes sont considérables. Une importante controverse porte sur les relations entre la diversité d'hôtes ou de vecteurs et la prévalence d'une ou des maladie(s) dans un

écosystème. Une augmentation de la diversité des hôtes ou des vecteurs d'un pathogène dilue-t-elle (Begon 2008) ou amplifie-t-elle (Schmidt and Ostfeld 2001) la prévalence de ce pathogène ?

Les risques infectieux dépendent de nombreux facteurs comme les modes de transmission des pathogènes ou la composition de la communauté d'hôtes et de leurs relatives compétences à transmettre le pathogène (Keesing et al. 2006). Ces effets se complexifient

naturellement lors d'ajouts de nouveaux acteurs dans la chaîne de transmission comme les vecteurs ou l'environnement (LoGiudice et al. 2003, Roche et al. 2011). De nombreuses recherches soutiennent l'existence d'un **effet dilution** dans la transmission d'un pathogène lorsque la composition d'hôtes susceptibles est diversifiée (voir Encadré 3 pour les conditions d'applications). Cependant cet effet reste extrêmement critiqué notamment concernant (1) la répétabilité des modèles empiriques utilisés,

### ENCADRE 3 : EFFET DILUTION LES CONDITIONS

L'application de l'effet dilution est cependant soumise à quatre conditions (Roche 2008, Roche and Guegan 2011): (1) l'espèce vectrice doit avoir un comportement trophique généraliste, (2) la transmission du pathogène ne doit pas être verticale, (3) la susceptibilité des différentes espèces hôtes de la communauté doit être variable et enfin (4) l'espèce hôte la plus susceptible doit être la plus abondante. Ce cortège de conditions diminue naturellement les champs d'application d'un tel phénomène mais permettrait d'expliquer certains systèmes épidémiologiques. Comme l'indique la (figure 2) le taux de reproduction basal  $R_0$  croît avec une augmentation de la richesse spécifique, de l'abondance des hôtes et des taux de contacts pour les maladies soumises à des transmissions de type densité dépendance. Symétriquement une augmentation de la richesse spécifique s'accompagne d'une augmentation en individus faiblement compétents faisant décroître le  $R_0$  pour les maladies dont la transmission est de type fréquence dépendance.

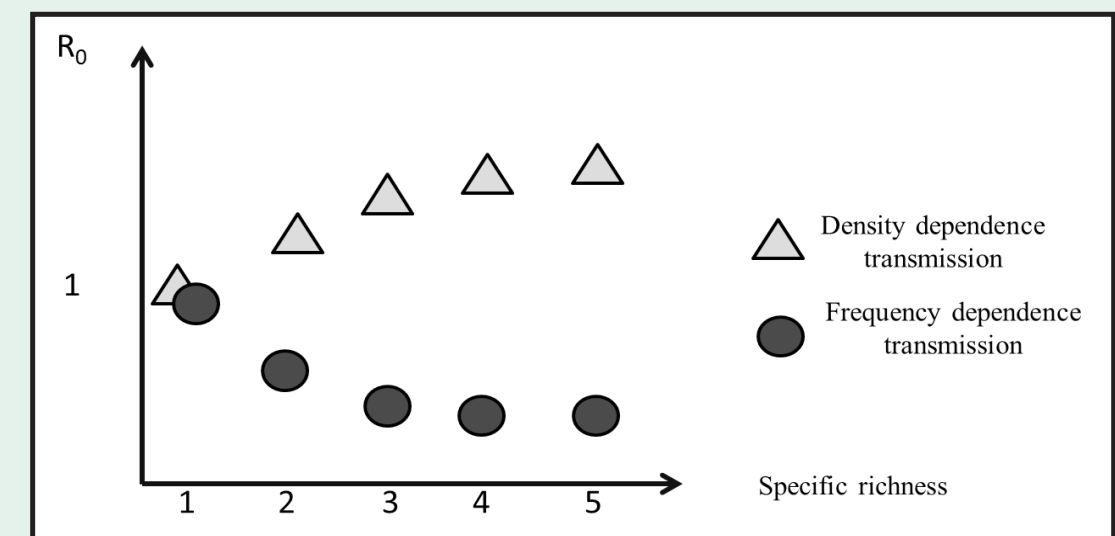


Figure 2 : Relation between specific richness, way of transmission and basic reproduction number (Roche et al. 2008)

(2) la difficulté d'estimer rigoureusement les densités de populations d'hôtes ou de vecteurs (Allan et al. 2003, Randolph and Dobson 2012) et finalement (3) la difficulté de distinguer l'effet dilution de l'effet densité ou de l'effet compétition entre espèces (Lotka 1927); effet qui entraîne une diminution des densités de chaque espèce et par conséquent une diminution de la prévalence des pathogènes associés (Begon 2008).

Dobson en 2004 formalise cependant théoriquement l'effet dilution en s'appuyant sur les modèles décrivant les processus épidémiologiques (Dobson 2004). Il met ainsi en évidence le rôle de la susceptibilité des hôtes de la communauté et du mode de transmission du pathogène considéré dans les processus de dilution (figure 2). A l'opposé, l'étude de Power et Mitchell en 2004 détaille une plus forte prévalence pour un pathogène d'étude lors d'ajout d'espèces dans la communauté. Cependant la réflexion de cette étude se situe plus sur la composition de la communauté que sur la richesse de cette dernière. En effet, la prévalence était entièrement conditionnée par la présence dans la communauté d'un hôte extrêmement compétent (Power and Mitchell 2004a).

La diversité des hôtes et leurs interactions conditionnent fortement les dynamiques épidémiologiques. Il semble ainsi intéressant d'élargir le spectre des études 'un pathogène' – 'un hôte' pour se positionner à des échelles multi-hôtes, multi-pathogènes (Caron, 2012). Ce changement d'échelle multispécifique (Guégan and Constantin de Magny 2007), entraîne naturellement un élargissement de la complexité des analyses et des interprétations mais semble nécessaire face aux enjeux sanitaires interconnectés détaillés plus haut.

## La prédation comme modulateur d'interactions

En écologie, de trop nombreuses études ne se sont intéressées à ce jour qu'aux conséquences directes et létales des prédateurs sur leurs proies (Rosenzweig and Macarthur 1963). Depuis une dizaine d'années commencent seulement à émerger des études sur les effets indirects de la présence de prédateurs dans le paysage, en terme par exemple d'augmentation des activités de vigilance des proies au détriment des comportements d'alimentation (Creel et al. 2007, McCauley et al. 2011). En effet, la présence de prédateurs, même à de faible densité, pourrait entraîner des comportements chez leurs proies ayant de lourdes conséquences en terme de survie. Il est même suggéré que les coûts indirects de la prédation pourraient surpasser ceux des effets directs de la prédation à l'échelle de la population (Schmitz et al. 1997, Preisser E.L. 2008).

Un des effets indirects de la prédation pourrait en particulier porter sur l'état sanitaire des populations de proies. Des études théoriques récentes montrent que la prédation pourrait réduire le niveau de prévalence d'une maladie dans un écosystème (Roy and Holt 2008). Selon ces hypothèses, les individus infectés sont des proies de choix pour les prédateurs et par conséquent subissent une mortalité supérieure par prédation en comparaison aux individus sains. Selon Packer (Packer et al. 2003a), le contrôle des prédateurs pourrait avoir des conséquences indirectes sur les populations de proies. Ces suggestions théoriques indiquent que la disparition des prédateurs pourrait ainsi diminuer la proportion d'individus sains dans les populations de proies. Les prédateurs joueraient alors un rôle déterminant dans le maintien des équilibres écologiques et épidémiologiques.

Un autre effet indirect de la prédation pourrait se porter sur la transmission de pathogènes entre hôtes domestiques et hôtes sauvages. En effet, la peur du 'grand méchant loup' a fortement structuré la représentation cognitive et l'utilisation de la nature chez l'homme, limitant ainsi les interactions le milieu sauvage. Les différents contes européens entre le 17<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> siècle où les parents mettent en garde les enfants des dangers associés à la présence de prédateurs dans les espaces sauvages en sont les illustrations. Nous pouvons citer, 'Le petit chaperon rouge' (Charles Perrault, 1698); 'Le loup et les sept chevreaux' (frère Grimm, 1812) ou encore 'Les trois petits cochons' (James Orchard Hlliwel-Phallipps 1843). L'exemple anecdotique de la comptine 'Promenons-nous dans les bois' qui existe dans de nombreux pays (Angleterre, Grèce, Espagne, Etats-Unis avec une variante avec les ours) appuie cette démonstration.

*Promenons-nous dans les bois,  
Pendant que le loup n'y est pas.  
Si le loup y était. Il nous mangerait,  
Mais comme il n'y est pas,  
il nous mangera pas.  
Loup, où es-tu ?  
Que fais-tu ?  
M'entends-tu ?*

*Let's stroll in the woods  
While the wolf is not here  
If the wolf was here  
He would eat us  
But as he's not here  
He won't eat us.  
"Wolf, are you here?  
Do you hear?*

L' Afrique n'est pas laissée pour compte, Alexander McCaul, rassemble l'ensemble des contes africains dans le livre 'The girl who marries a lion' et relate les relations ambiguës qui lient l'homme avec la faune sauvage. Du fait de cette association en partie rationnelle entre espaces sauvages et risque de prédation, la présence de prédateurs dans un espace naturel pourrait limiter fortement l'utilisation de cet espace par l'homme. Ainsi cet évitement pourrait réduire la transmission de pathogènes entre hôtes sauvages et hôtes domestiques.

## Mise en place de la problématique de recherche

### Les pays du sud : des 'zones d'intérêts' pour étudier les transmissions 'Sauvages / Domestiques'? Le cas de l'Afrique

Nous avons vu que les transferts de pathogènes interspécifiques étaient probablement une des raisons majeures d'émergence ou de réémergence de maladies, depuis les années 1980, chez les animaux domestiques, sauvages et chez l'homme. Les modèles de risques relatifs de maladies infectieuses et de transmission de pathogènes interspécifiques ciblent fréquemment les pays du sud, définissant certaines régions comme des 'hotspots' ou 'zones d'intérêts' pour certains transferts de pathogènes (Jones KE. 2008). Dans ce contexte, nous focaliserons notre intérêt sur l'Afrique bien que la problématique de transmission interspécifique touche aussi bien le continent asiatique (ex: épidémie de grippe aviaire (Gilbert et al. 2011)) que le continent sud-américain (ex: problème de déforestation et ouverture des milieux – fièvre jaune (Despommier D. 2007)). Ces trois continents sont d'ailleurs traversés par l'équateur, ce qui fait écho aux modèles cités plus haut : 'Out of the



*Tropics* stipulant une plus grande diversité de pathogènes sous les tropiques (Guernier et al. 2004b, Jablonski et al. 2006).

L’ **Afrique** possède cependant une singularité dans l’étude des processus de transmission de pathogènes interspécifiques. Sa singularité porte sur la dualité à concilier les croissances exponentielles de ses populations humaines et de ses aires de conservation dans les années à venir (Chape et al. 2005, Wittemyer et al. 2008).

L’ **Afrique** est un continent qui a franchi le cap du milliard d’habitants en 2010 et qui pourrait atteindre celui des 2 milliards dès 2050. L’Afrique est un continent où plus de 4 millions de km<sup>2</sup> de terres sont protégées (Chape et al. 2005) et où une large diversité des grands herbivores et de grands carnivores existent encore (Fritz and Loison 2006, Fritz et al. 2011). L’ **Afrique** est enfin un continent où la compétition pour l’espace s’accompagne fréquemment d’une fragmentation de l’habitat. En effet, la forte croissance des zones de culture, des activités d’élevage et de l’expansion des villes sur les campagnes sont tout autant de facteurs

qui exacerbent les relations conflictuelles de l’homme avec la nature (Wittemyer et al. 2008, Craigie et al. 2010). Combinée aux changements globaux, dont les projections prévoient une intensification des précipitations dans les régions équatoriales et une aridification dans les autres parties du continent (Giannini et al. 2008), cette pression anthropique menace considérablement la pérennité des écosystèmes africains, notamment de savane (Kay 1997, Ogutu and Owen-Smith 2003, Odadi 2011).

**Les interfaces : lieux de contacts entre populations Sauvages / Domestiques et de débordement des pathogènes ?**

Les **interfaces** ou ‘écotones’ sont des zones de transitions entre deux types d’habitats distincts. Il est suggéré dans la bibliographie que ces écotones jouent, depuis une cinquantaine d’années, un rôle prépondérant dans les émergences de maladies infectieuses (Despommier D. 2007). Les écotones ciblés sont généralement les zones hybrides entre les espaces anthropiques et naturels où les

populations domestiques et humaines peuvent interagir avec les populations sauvages (**Table 1**).

Les animaux sauvages porteurs, souvent sains, de nombreux pathogènes sont ainsi des hôtes d’intérêt dans les dynamiques épidémiologiques (Thomson et al. 2003, Olsen et al. 2006). Les interactions avec ces populations ‘réservoirs’ (Haydon et al. 2002) induisent fréquemment une transmission de maladies (**Table 1**). Ces transmissions sont naturellement bi-directionnelles (sauvage -> domestique vs. domestique -> sauvage).

Ainsi le risque de diffusion ou d’émergence serait donc spatialisé (Patz et al. 2004) autour de ‘hot spot’ ou ‘zones d’intérêts’ d’interactions sauvages / domestiques. Bien que ces zones de contacts présentent des risques épidémiologiques importants, les interactions entre espèces dans ces espaces mixtes sont encore largement méconnues.

Nous avons développé un projet de thèse

permettant de travailler sur les questions relatives à la transmission de pathogènes des populations sauvages ‘**réservoirs**’ vers les populations domestiques ‘**sensibles**’.

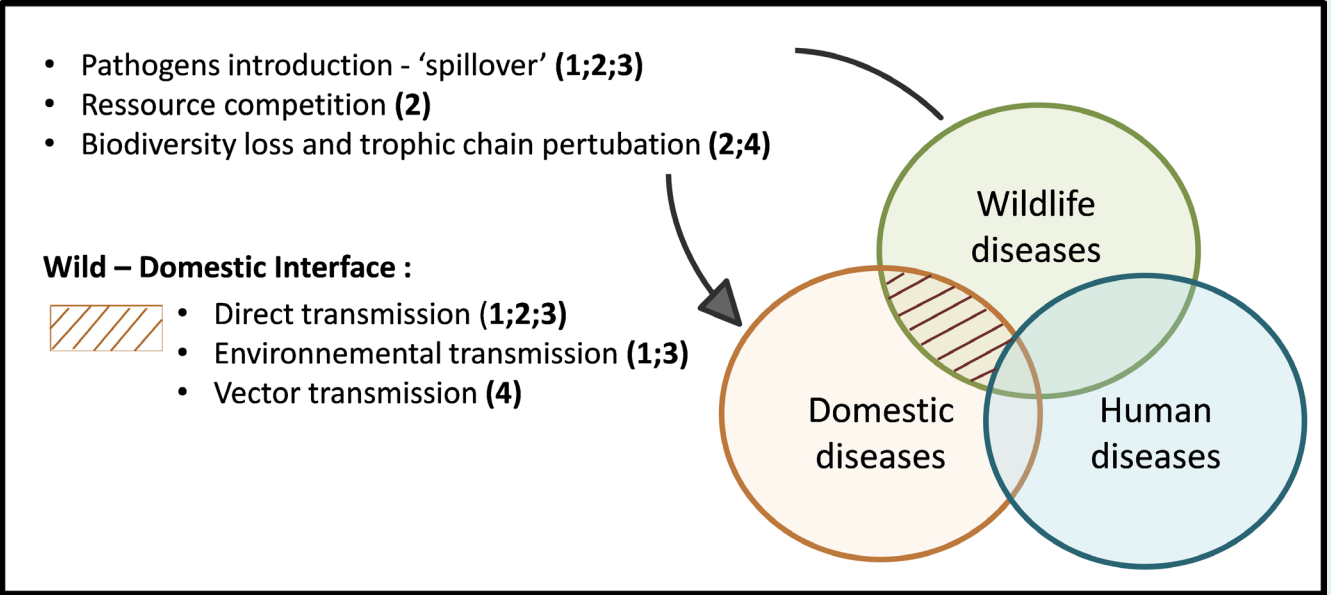
Nous nous sommes positionnés à l’interface entre un compartiment sauvage (aire protégée) et un compartiment anthropiques (zones communales) en Afrique australe. Nous nous sommes focalisés sur les phénomènes de transmission de la fièvre aphteuse entre le buffle sauvage africain (*Syncerus caffer*) et la vache domestique (*Bos taurus* et *Bos indicus*). Le buffle africain est supposé être le réservoir naturel de la maladie dans cette région du monde (Thomson 2003). Ce pathogène n’est pas émergent, mais son endémicité permet l’étude des phénomènes de transmission interspécifiques dans un milieu potentiellement propice aux émergences.

Nous nous sommes particulièrement intéressés aux rapports entre interactions interspécifiques et transmission du virus.

Nous avons décrit la temporalité des interactions et les facteurs associés aux rencontres ou aux

Wild to domestic (inspired from Despommier, 2007)					
Diseases	Wild	Domestic	Affect human?	Ecotone	Ref
Avian flu	Wild birds	Domestic birds	Yes	Settlement - Agriculture - Aquatic habitat	(Olsen et al. 2006)
Tuberculosis	Badger	Cattle	Yes	Settlement - Agriculture - Natural Habitat	(Donnelly et al. 2006)
Nipah virus	Bats	Cattle	Yes	Settlement - Agriculture - Natural Habitat	(Daszak et al. 2012)
Ebola	Bats	-	Yes	Settlement - Natural Habitat	(Leroy et al. 2005)
HIV	Monkeys	-	Yes	Settlement - Natural Habitat	(Hahn et al. 2000)
yellow fever	Monkeys	-	Yes	Settlement - Natural Habitat	(Barrett and Monath 2003)
Brucellosis	Elk, bison	Cattle	Yes	Settlement - Natural Habitat	(Kilpatrick et al. 2009)
Rabies	Vertebrates	Dogs	Yes	Settlement - Natural Habitat	(Holmala and Kauhala 2006)
Domestic to Wild (inspired from Despommier, 2007)					
Diseases	Domestic	Wild	Affect human?	Ecotone	Ref
Rabies	Dog	Wolf	Yes	Settlement - Natural Habitat	(Haydon et al. 2006)
Tuberculosis	Cattle	Buffalo	Yes	Settlement - Natural Habitat	(De Vos et al. 2001)

**Table 1 : Overview of disease transmissions between wild and domestic vertebrates and the type of ecotone involved ( inspired from Despommier, 2007)**



**Figure 3 : Pictogram of wild-domestic-human interface and factors underlying the risk of disease transmissions from wild to domestic animals (hatched area) with, between brackets, corresponding section numbers in the manuscrit (inspired from Daszak 2000)**

évitements des deux espèces sympatriques. Les interactions intra-spécifiques dans le compartiment domestique ont également été décrites pour caractériser le réseau de contact et l'hétérogénéité des risques d'infection au sein de ce compartiment.

Finalement, afin d'élargir notre réflexion sur le rôle des communautés dans le risque infectieux, nous avons abordé l'influence de la diversité des hôtes sur la présence de macro-parasites dans le paysage.

Une synthèse de notre démarche est proposée dans la **figure 3**.

Notre démarche a été principalement empirique car fondée sur l'analyse de données collectées sans possibilité de contrôle des conditions, donc par nature imparfaites. Nous nous sommes cependant efforcés de relier ces données à la théorie (Restif et al. 2012). Pour ce faire nous nous sommes largement appuyés sur les théories et les concepts de l'éco-épidémiologie présentés en introduction de cette thèse.

Dans ce document, notre travail est présenté en cinq parties.

Nous avons dressé dans un **premier temps** un état des lieux des maladies présentes dans les deux populations sympatriques afin d'estimer le risque potentiel de transmission de pathogènes entre les deux espèces d'hôtes considérées (**étude exploratoire**).

**Deuxièmement**, nous avons quantifié les interactions et analysé l'influence des contacts Sauvages / Domestiques sur les dynamiques d'infection dans la population domestique. A cette étape, nous nous sommes également questionnés sur les modes de transmission du virus (direct ou/et indirect via l'environnement). Nous nous sommes également interrogés sur les réponses immunitaires des populations

domestiques suite à l'infection par un pathogène issu du compartiment sauvage. Enfin, nous avons évalué l'efficacité des campagnes de vaccinations (**Section 1**).

Nous nous sommes, dans un **troisième temps**, interrogés sur les déterminants écologiques et sociaux des interactions Sauvages / Domestiques. La description du 'paysage' à l'interface (i.e. disponibilité en eau et végétation) aura alimenté notre réflexion. Réflexion que nous avons par la suite complétée par deux études supplémentaires: l'une portant sur la perception du milieu sauvage par les éleveurs de bétail vivant à l'interface; et l'autre ayant pour objectif d'évaluer le rôle des grands prédateurs dans l'utilisation du milieu sauvage par le bétail (**Section 2**).

**Quatrièmement** nous avons exploré les interactions au sein de la population domestique afin de décrire les réseaux de contacts intra-spécifiques au sein desquels les pathogènes issus de la faune sauvage peuvent diffuser (**Section 3**).

**Cinquièmement**, nous avons développé une approche d'écologie des communautés pour comprendre les relations entre diversité des hôtes et du risque parasitaire (**Section 4**).

**Finalement**, après avoir conclu sur ces différentes études, nous avons dressé des perspectives qui tentent d'alimenter aussi bien la recherche fondamentale qu'appliquée.

## LES QUESTIONS ET OBJECTIFS DE RECHERCHE DE LA THÈSE

**Question?** Les populations animales domestiques à proximité des populations sauvages partagent-elles des pathogènes avec le compartiment sauvage?

**Objectifs:** Caractériser une gamme de pathogènes chez les populations Sauvages / Domestiques avec et sans interactions et comparer les intensités d'infestation. *Étude d'un spectre de pathogènes entre buffles et bovins domestiques.* **Étude exploratoire.**

**Question?** L'occurrence de maladies chez les populations domestiques 'sensibles' est-elle fonction de l'intensité de contacts avec le compartiment sauvage 'réservoir'?

**Objectifs:** Caractériser l'intensité des interactions Sauvages / Domestiques et étudier simultanément l'incidence de la fièvre aphteuse, chez les populations domestiques sensibles. Utiliser la fièvre aphteuse comme marqueur épidémiologique des transmissions sauvages vers domestiques. *Le cas de la Fièvre aphteuse entre buffles et bovins domestiques.* **Section 1**

**Question?** Les interactions sauvages et domestiques varient-elles en fonction de la saison et de la distribution des ressources dans le paysage ?

**Objectifs:** Caractériser les interactions par saison et en fonction des ressources disponibles **Sections 1 et 2**

**Question?** L'intensité des interactions Sauvages / Domestiques varie-t-elle en fonction de la présence de grands prédateurs dans le compartiment sauvage?

**Objectifs:** Caractériser les incursions des

populations domestiques dans le compartiment sauvage en fonction de la présence de grands prédateurs. *Étude des interactions entre lions (Pathera Leo), buffles et bovins domestiques.*

**Section 2.**

**Question?** L'intensité des interactions intra-spécifiques dans une population sensible conditionne-t-elle la diffusion d'un pathogène du compartiment sauvage vers le compartiment domestique?

**Objectifs:** Caractériser les réseaux de coopération entre éleveurs et les stratégies d'élevage en fonction des saisons à la périphérie des aires protégées. **Section 3**

**Question?** La diversité et l'abondance des hôtes sauvages et/ou domestiques sont-ils des facteurs d'amplification de l'abondance et/ ou la diversité des vecteurs associés?

**Objectifs:** Caractériser les populations de vecteurs (i.e. abondance et diversité) à l'interface (coexistence populations Sauvage / Domestique), dans les zones protégées (population sauvage) et dans les zones communales (population domestique). *Le cas des tiques* **Section 4**



## LA DÉMARCHE UTILISÉE

---

### 3+2 = 5 sites (Annexe 2)

L'ensemble des protocoles de terrain a été réalisé au Zimbabwe sur une communauté de mammifères de savane protégés d'Afrique australe. Les écosystèmes de savane représentent le second biome terrestre (Olson et al. 2001). Pour répondre aux questionnements relatifs aux écotones, nous avons focalisé notre attention à la périphérie des aires protégées. Nous avons eu l'opportunité de travailler à l'interface de 3 grands parcs nationaux de renom : Hwange, Gonarezhou et Kruger, grâce à la simultanéité de 3 projets de recherche internationaux (Note de page 1). Ces trois grands parcs s'insèrent dans une nouvelle mouvance de conservation et de gestion des espaces protégés concrétisée depuis 2010 par la création de deux parcs transfrontaliers au Zimbabwe (TFCA- TransFrontier Conservation Area): (1) KAvango – ZAmbezi- (KAZA-TFCA) pour Hwange et (2) Great Limpopo (GL-TFCA) pour Gonarezhou et Kruger (Figure 4 et Encadré 4). Comme notre étude explore aussi bien le côté sauvage que domestique, nous avons installé notre campement de recherche itinérant dans 3 villages à la frontière de ces parcs: Dete, Malipati et Pesvi respectivement (Figure 4). Cependant, afin d'inférer à partir de nos données un rôle potentiel de la faune sauvage dans la transmission de pathogènes, nous avons également choisi de travailler dans deux villages sans interactions avec le compartiment sauvage loin des frontières des zones de conservation, Tinde pour KAZA-TFCA et Choumpani pour GL-TFCA (Figure 4). Cet effort de terrain supplémentaire nous a permis

#### Note de page 1 :

Les trois projets de recherche et de développement dans lequel mon projet de thèse s'inscrit sont :

- L'ANR Blanc « FEAR » : <http://www.rp-pcp.org/projects/completed/anr-fear>
- Le projet européen « PARSEL » <http://afrique-orientale-australe.cirad.fr/actualites/parsel>
- Le RP-PCP soutenu par le ministère des affaires étrangères et européennes. <http://www.rp-pcp.org/>

de contraster les résultats, d'augmenter la taille des échantillons et de répondre statistiquement à les questions de recherche.

Ces sites d'étude sont uniques pour trois raisons principales. **Premièrement**, ils se situent en Afrique, comme indiqué dans l'introduction, mais plus particulièrement en Afrique australe. L'Afrique australe est une région du monde qui abrite de nombreux parcs nationaux (Chape et al. 2005) et où le conflit 'Homme-Faune' est en expansion (Baudron et al. 2011, Guerbois et al. 2012). La figure 5 illustre ce phénomène avec une augmentation importante des activités d'élevage à la périphérie des parcs nationaux étudiés (i.e. Hwange et Gonarezhou dans cet exemple) (Giller et al. 2012). **Deuxièmement** ces sites d'étude se situent au Zimbabwe. Le Zimbabwe est un pays qui abrite de nombreuses espèces d'animaux sauvages et domestiques partageant fréquemment le même habitat. Les frontières entre aires protégées et zones communales sont souvent perméables (i.e. rivière, chemin de fer ou routes) et sans barrières. Les mouvements d'animaux entre les compartiments naturels et anthropiques sont fréquemment observés dans les deux directions (deGarineWichatitsky et al. 2012). **Troisièmement**, la densité des grands prédateurs dans ces 3 parcs nationaux est variable. De plus fortes densités sont observées dans le parc national de Hwange, en comparaison avec les deux autres parcs étudiés (i.e. Sud du Gonarezhou et Nord Kruger) (Dunham 2002, Loveridge et al. 2007, Ferreira and Funston 2010). De plus fortes densités sont enregistrées sur ce

site pour deux espèces de grands carnivores, principalement le lion (*Panthera Leo*) et la hyène (*Crocuta crocuta*) (Drouet 2007). De plus amples informations sur les différences entre les sites étudiés sont apportées dans Table 2.

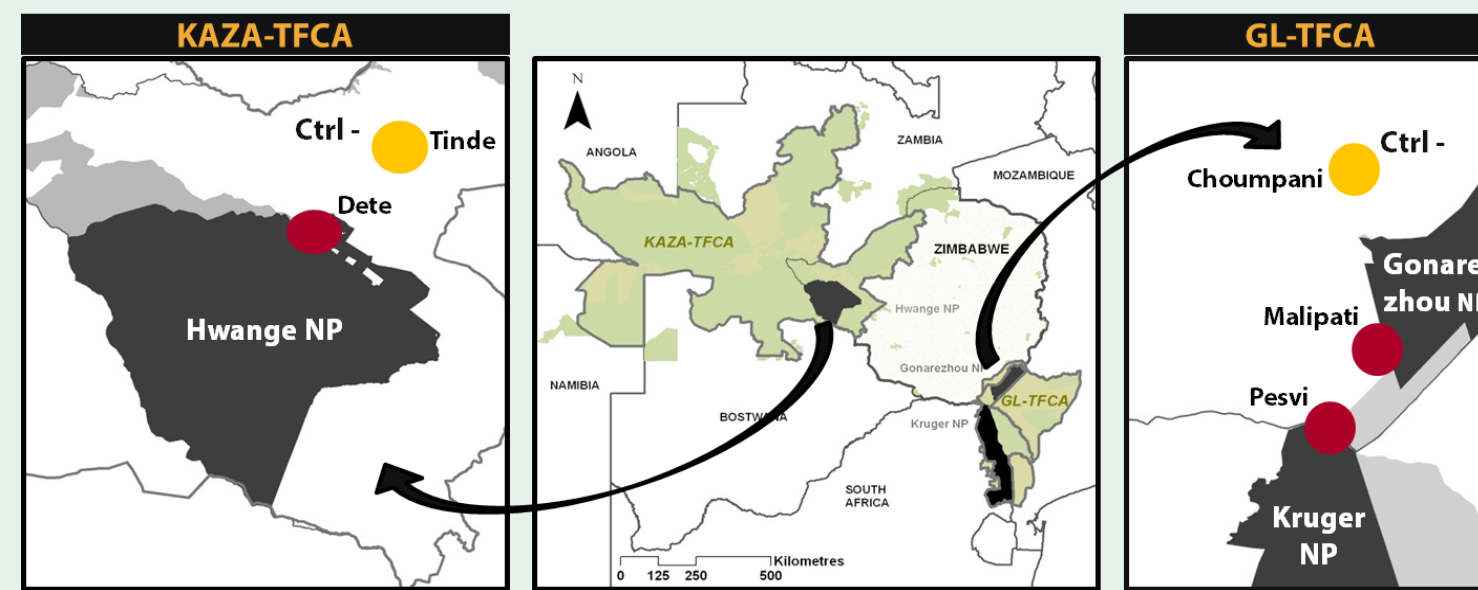


Figure 4 Study areas with National parks studied inserted in TransFrontier Conservation Areas

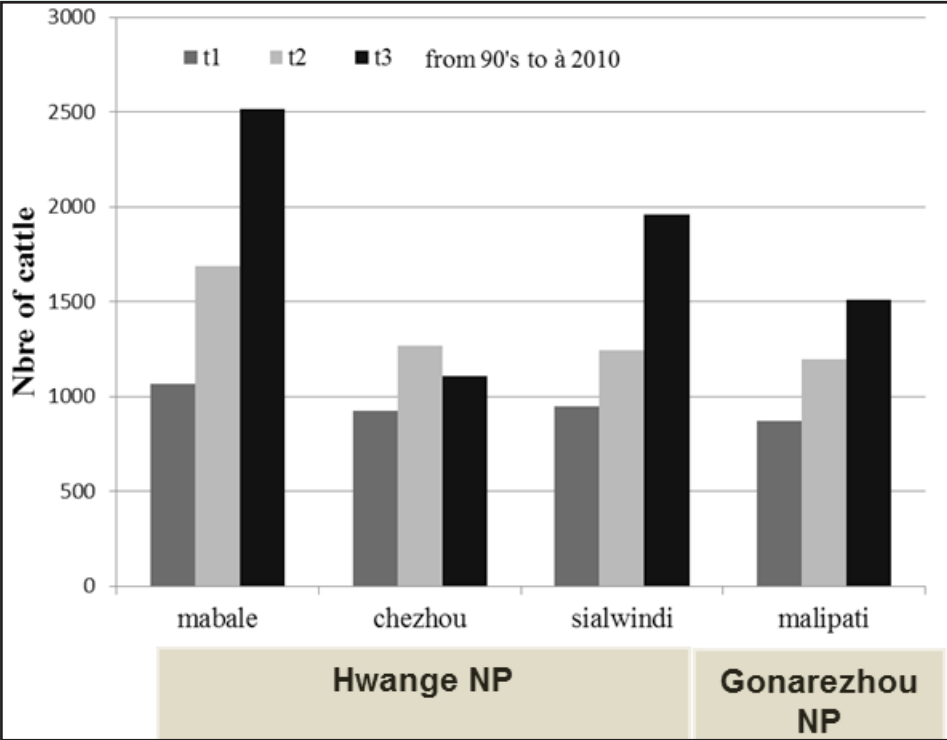
#### ENCADRE 4 : TFCA - TransFrontier Conservation Areas -

Les objectifs de ces nouveaux « Méga » espaces de conservation transfrontaliers sont double : (1) augmenter considérablement les surfaces d'espaces protégées en créant des corridors écologiques entre des sous-unités protégées. (2) développer les activités économiques liées au tourisme de nature (i.e. safari photographique, chasse etc). Les corridors permettent une libre circulation des populations animales entre les pays avec des frontières étatiques perméables. Ces déplacements entraînent cependant également une libre circulation des pathogènes des populations d'une région donnée vers une autre. Les impacts épidémiologiques de ces nouveaux espaces de conservation n'ont pas encore été évalués. La création des TFCA s'est accompagnée localement d'un important marketing économique et naturaliste. Des campagnes de communication ont été mises en place pour permettre une meilleure intégration de ces espaces de partage entre 'hommes et nature' par les populations locales. Les retombées économiques n'ont également pas encore été estimées (Dzingirai et al. 2012).

GL-TFCA : <http://www.peaceparks.org/tfca.php?pid=19&mid=1005>

KAZA-TFCA : <http://www.peaceparks.org/tfca.php?pid=19&mid=1008>





**Figure 5** Growth of cattle populations at the edge of the protected areas studied (Mabale, Chezhou, Sialwindi are diptanks in Dete- Hwange area and Malipati is the diptank in Gonarezhou area).

National Park (NP)	Hwange NP (Main camp)	Gonarezhou NP (Mabalauta)	Kruger NP (North)	References
Village name	Dete	Malipati	Pesvi	
Superficy of all the NP	15000 km² total	5050 km² total	19000km² total	(Valeix et al. 2009, Gandiwa and Patience 2010)
Georeference interface UTM	35K 484826m E 794130m S	36K 336783m E 7558824m S	36K 314914m E 7529513m S	Google earth
Altitude	1106m	247m	235m	Google earth
Pluviometry	606 mm	466mm	450mm	Google earth
NP border	Railway	river	River	Google earth and fields records
Vegetation NP	Woodland-bushland semi-arid savanna : <i>Colophospermum mopane</i> and <i>Combretum spp.</i>			(Valeix et al. 2009, Ferreira and Funston 2010, Gandiwa and Patience 2010)
Type of water disponibility	water pans river	+++ +	- ++	Google earth and fields records
lion (pathero leo) pressure on livestock and density inside NP	+++	+	+	(Dunham 2002, Valeix et al. 2009, Ferreira and Funston 2010)
buffalo density (area of interest)	+	+	+	(Dunham 2002, Chamaille-Jammes et al. 2009) Sanparks data
Size of buffalo herds equipped with GPS collars	1 herd= 250 heads	1 herd = 100 heads	4 herds = 20+10+20+25 = 75 heads	Fields records
Nb buffalo collars	n coll = 3	n coll = 4	n coll =8	Fields records
Total number of cattle in the area potentially in contact with buffalo	Chezhou = 1107 Sialwindi = 1195 Mabale = 2543	Malipati = 1506	Pesvi = 1634	Veterinary services Zimbabwe, Cross Dete
Nb cattle collars	n coll = 11	n coll = 5	n coll =5	Veterinary services Zimbabwe, Cross Dete
Nb cattle not in contact as negative control	Tinde = 3540	Choumpani = 2536	Choumpani = 2536	Veterinary services Zimbabwe, Cross Dete

**Table 2** Comparison between the three sites studied

Les modèles biologiques

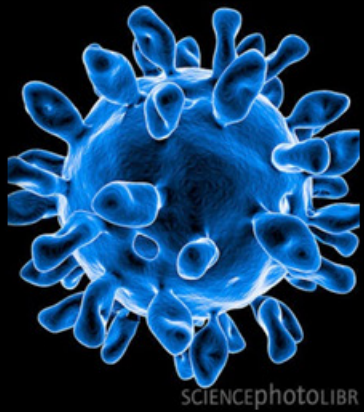
Fièvre aphteuse (Annexes 1; 2, 3 ; 4 )

La fièvre aphteuse est un excellent modèle biologique pour développer des approches multi-disciplinaires et investiguer les interactions épidémiologiques à l’interface Sauvage / Domestique (Brahmbhatt et al. 2012). La maladie est causée pour un virus à ARN simple brin qui appartient au genre des *Aphthovirus* de la famille des *Picornaviridae*. Le virus est potentiellement apparu il y a 5-25 millions d’années lors de l’expansion des *Artiodactyles* sur terre. Le virus vivait à l’état sauvage bien avant la domestication de certains ongulés il y a 6000 – 8000 ans (frise annexe 9). Ce virus, extrêmement contagieux (Haydon et al. 1997), circule aujourd’hui dans les populations d’ongulés sauvages et domestiques. Il affecte principalement les bovins qui déclarent, en cas d’infection, des symptômes sous forme d’aphtes au niveau des pattes et de la langue (photographies ci-après). Du point de vue de l’élevage, la contamination d’un troupeau naïf par un virus aphteux entraîne une diminution de la production (laitière ou de viande) (OIE 2009). La fièvre aphteuse est par conséquent une maladie dont l’impact économique à l’échelle planétaire est fort. Par exemple, les pertes

enregistrées au Royaume-Uni en 2001 suite à l’épidémie de fièvre aphteuse s’estiment entre 3 et 6 milliards de pounds (Thompson et al. 2002). Des campagnes de vaccination préventives et/ ou curatives sont organisées chaque année dans les pays où le virus circule et chaque 6 mois dans les pays où il est endémique. En moyenne, 2 milliards de vaccins sont vendus chaque année à travers le monde. Depuis 1994, l’OIE intervient étroitement auprès de la WTO (Word Trade Organization) pour labéliser les pays sur leur situation sanitaire vis-à-vis de la fièvre aphteuse. Ce label permet le commerce international de produits issus du bétail. L’OIE certifie que le produit est exempt de virus avec ou sans vaccination et qu’il peut par conséquent sortir du territoire. En janvier 2012, sur les 178 membres de l’OIE, 97 n’avaient pas de statuts officiels, 66 étaient reconnus comme exempts (avec ou sans vaccination), 10 possédaient des zones reconnues comme exemptes (avec ou sans vaccination) et 5 pays étaient actuellement suspendus. Cette certification est possible pour cette maladie grâce à une différenciation dans le diagnostic entre les anticorps vaccinaux et naturels. Des kits sérologiques de diagnostic par ELISA sont commercialisés pour détecter les anticorps complémentaires des antigènes infectieux uniquement (NSP – Non structural



© Timothée Vergne



SCIENCEPHOTOLIBR



protein).

La maladie s'étend dans le monde entier et affecte particulièrement l'Afrique, l'Asie et le Moyen-Orient. Le virus aphteux est composé de 4 protéines structurales (1A, 1B, 1C, 1D) et de six non structurales (2A, 2B, 2C, 3A, 3C, 3D). La réplication du virus chez les vaches engendre des anticorps dirigés supplémentaires contre les protéines non structurales 3ABC (Moonen et al. 2004). En dépit d'un taux de mutation assez élevé, dû à sa chaîne d'ARN simple brin, le virus aphteux présente une relative stabilité antigénique avec 7 sérotypes à ce jour identifiés. Cependant, chaque sérotype inclut des sous types avec des distinctions antigéniques.

En Afrique australe, 3 sérotypes ont été détectés à ce jour: SAT1, SAT2 et SAT3 (*Southern African Territories*) (Paton et al. 2009), pour lesquels une immunité croisée n'est pas observée. Les 3 SATs circulent dans les populations sauvages et domestiques en Afrique australe avec un statut endémique dans de nombreuses régions. La présence de 'populations réservoirs' telles que les buffles sauvages (*Syncerus caffer*) en serait la cause principale (Thomson et al. 2003). Le sérotype SAT1 serait le plus fréquemment rencontré et connaîtrait une réplication plus rapide au sein de la population de bovidés sauvages. Cependant des études récentes de terrain montreraient que le sérotype SAT2 serait largement sous-estimé chez les hôtes sauvages et domestiques (FAO/OIE 2012). Au Zimbabwe, bien que les systèmes de surveillance aient été fortement impactés par la crise économique de ces 10 dernières années, des foyers ont été reportés par les services vétérinaires. Les pics épidémiques semblent être observés en saison sèche chaude et aux abords des parcs nationaux abritant les populations animales sauvages

(Caron et al. 2010).

La description des foyers de ces dernières années révèlent la prépondérance de cas cliniques asymptomatiques ou présentant des symptômes atténués. Il se pourrait que le virus circule sans être détecté par les services vétérinaires depuis plusieurs années dans le pays et potentiellement dans les régions environnantes (Kennedy et al. 1984a, Jori et al. 2009b, Jori et al. 2012).

Des campagnes de vaccination avaient anciennement lieu lors des périodes identifiées comme propices à la circulation du virus et aux abords des parcs suivant une stratégie de zonages circulaires des sites à risque (**encadré 5**).

La transmission du virus reste complexe et très peu détaillée en Afrique australe. La transmission directe par contact proche et inhalation orale de gouttelettes infectées est assez bien décrite (OIE 2009). Des transmissions plus complexes via l'environnement sont peu documentées (Sorensen et al. 2000). La littérature nous indique que le virus est présent dans les fluides corporels tels que la salive, l'urine, le sang, le lait, le sperme ou la lymphe. Le contact avec une de ces substances peut naturellement entraîner une infection. Le virus serait également transmis à plus ou moins longues distances par le vent si des conditions favorables d'humidité le permettent. Enfin, le virus pourrait survivre sur un sol nu hors de son hôte de 10 jours à 37°C à 365 jours à 4°C (Lefèvre et al. 2010, Charbonnier and Launois 2011).

#### Les hôtes

#### Les bovins domestiques (*Bos taurus* et *Bos indicus*) et l'élevage

Deux genres d'ongulés sont particulièrement susceptibles aux virus aphteux les *bovidae* et les

## ENCADRE 5 : Situation politique / économique du Zimbabwe et ses conséquences sanitaires

### Un bref zoom sur l'histoire du pays

Nous ne pouvons pas faire abstraction du contexte géopolitique du pays dans l'étude des interactions sauvages / domestiques. Les perturbations socio-économiques des 15 dernières années ont fortement influencé le contrôle des maladies animales et humaines à l'échelle du pays.

Le Zimbabwe fut colonisé par les britanniques et acquiert son indépendance en 1980. Lors de la proclamation de l'indépendance, 270 000 blancs vivaient sur le sol zimbabwéen et ne représentaient que 3% de la population. Cependant, cette frange minoritaire de la population possédait plus de 70% des terres arables et fut désignée par l'histoire comme 'les fermiers blancs' du pays. Ces inégalités furent aux centres des débats politiques après l'indépendance afin de redistribuer au mieux les terres à la population noire. Les accords ne furent pas trouvés entre les différents acteurs du dialogue politique pour de nombreuses raisons que nous ne détaillerons pas ici. Une réforme agraire violente fut alors engagée à la fin des années 90 afin d'exproprier les fermiers blancs des terres.

Les années 2000 marqueront l'histoire du pays avec un effondrement de son économie à la suite d'embargos internationaux. Le Zimbabwe considéré comme le grenier de l'Afrique grâce à une économie basée grandement sur l'agriculture, (en plus de l'exploitation minière et du tourisme) fut ruiné en quelques années. La production agricole, qui représentait jadis 40% des exportations du pays, a été stoppée. Deux types d'exploitation étaient recensés: les exploitations familiales de subsistance et les exploitations commerciales. Le cheptel bovin fut l'une des plus grandes productions du pays avec des marchés locaux, régionaux et internationaux. Les maladies du bétail furent par conséquent considérées avec la plus grande attention dès la fin de 18ème siècle. La peste bovine, le *Theileriose* et la trypanosomose associée aux mouches Tsé Tsé furent des maladies animales majeures de l'histoire du pays. La distribution géographique des mouches tsé-tsé a par exemple freiné l'expansion des hommes dans certaines zones et délimité les 1<sup>ers</sup> cordons sanitaires (Andersson and Cumming 2012). La fièvre aphteuse fut diagnostiquée pour la première fois chez le bétail en 1931 et rapidement associée aux buffles sauvages. Avant 1980 peu d'efforts furent entrepris pour séparer les populations de vaches, des buffles. Les mouches tsé tsé limitaient considérablement les interactions entre ces deux espèces sympatriques. L'évitement semblait être une stratégie d'élevage préconisée puisque le buffle était à cette époque porteur de pathogènes fatals pour les vaches (*Theileria parva* et *lawrenci* transmis par les tiques). Après l'indépendance et jusqu'en 2001, l'amélioration des relations internationales auront permis au Zimbabwe d'exporter son bétail à travers le monde et particulièrement en Europe. Le contrôle de la fièvre aphteuse était conforme aux normes de l'OIE. Cette méthode de contrôle était basée sur la séquestration de la maladie dans des zones infectées, puis l'établissement de zones tampons avec vaccination et enfin des zones de surveillance 'saines' ('free'). Après des tentatives sans succès d'éradication des populations de buffles, des barrières ont été érigées à travers le pays pour séparer les zones communales, des zones protégées. Ces barrières furent financées par l'union européenne.

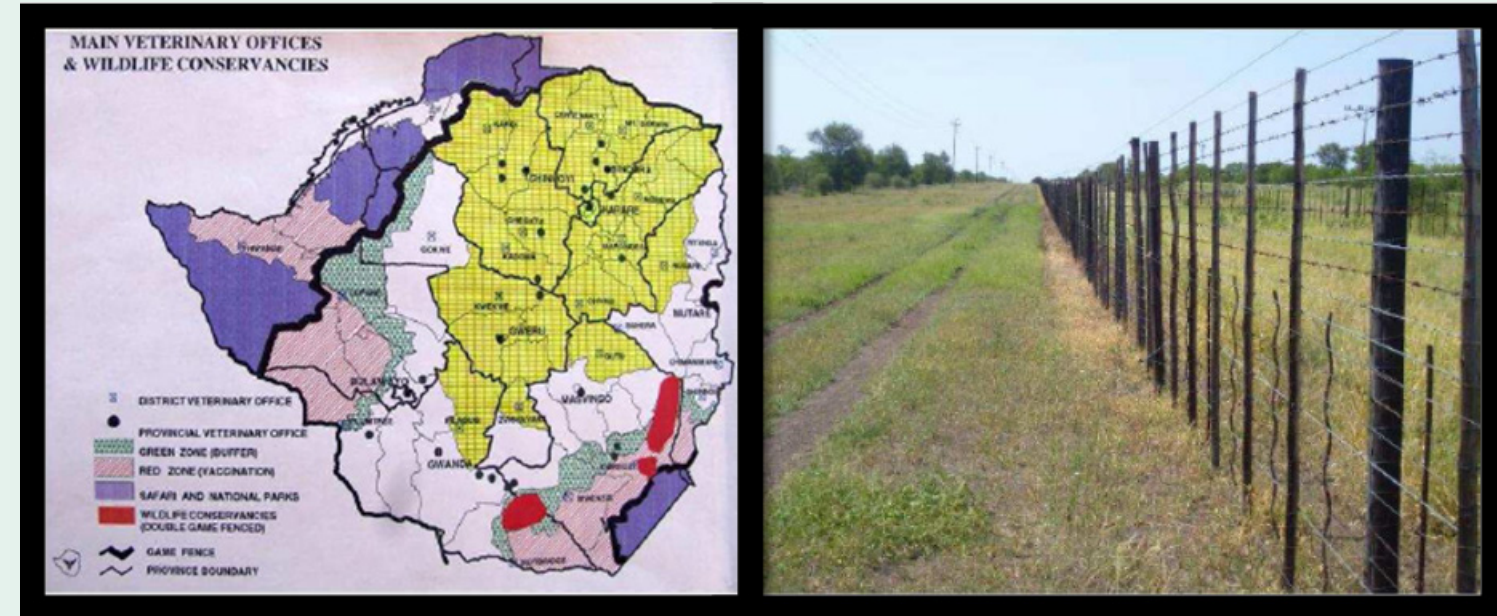


Le pays fût également quadrillé en fonction du statut de la zone (rouge avec vaccination, verte tampon avec surveillance et jaune indemne (**figures 6**). Les campagnes de vaccination s'opéraient à cette époque tous les 6 mois au sein de la population cible. En 2001, un an et demi après le début de la violente réforme agraire, un foyer fut déclaré dans une zone de contrôle pour l'export de la viande de bœuf. Suite à cet incident, et aux difficultés politiques du pays, l'export s'arrêta et ne redémarra plus. Depuis 2001, de nombreux mouvements illégaux de bétail entre les zones s'opèrent. Les barrières ont été détruites, en grande partie par la faune sauvage, ou ont été volées par l'homme pour le commerce et le braconnage (Foggin 2010). Depuis les terres ont été très peu redistribuées par le gouvernement. L'exode de la population blanche vers d'autres pays fut observé et les populations noires autrefois employées ont quitté les villes pour s'installer dans des villages familiaux. Ces tendances migratrices expliquent le développement des activités d'élevage à la périphérie des parcs nationaux (**figure 5**). De plus, pendant le pic de la crise, une vache constituait une valeur refuge du capital (i.e. 'cattle banking') (Dzingirai, 2012).

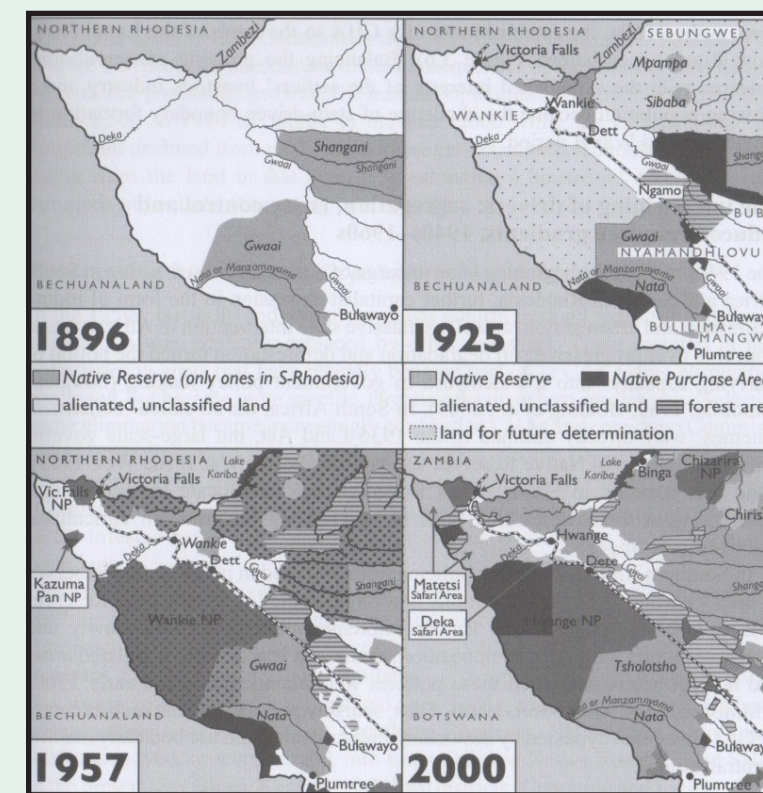
*suidae*. Tous deux expriment des symptômes et excrètent des particules virales. Cependant leurs sensibilités varient en fonction du genre, les *suidae* développeraient des symptômes nettement atténués mais seraient de très bons excréteurs contrairement aux bovins (OIE 2009, Lefèvre et al, 2010). Le genre des *caprinae* jouerait, quant à lui, un rôle mineur dans l'épidémiologie du virus (Arzt et al. 2011). Au Zimbabwe, deux espèces de bovins domestiques sont principalement recensés (*Bos taurus* et *Bos indicus*).

Les activités humaines à la périphérie des parcs nationaux consistent principalement à de l'agriculture de subsistance pour les 3 sites d'étude avec des niveaux de production très faibles. Les vaches sont confinées la nuit dans des enclos proches des habitations. Ces enclos ne possèdent généralement pas de toits. Pendant la journée, les vaches sont dirigées vers leurs sites de pâture et d'abreuvement par un vacher. Les vaches sont ensuite laissées libres pour acquérir leurs ressources. Le vacher s'attache

particulièrement à protéger les champs de la pression d'herbivorie des bovins domestiques sur les cultures pendant la saison de pousse et de récolte (de novembre-décembre à mars-avril). Utiliser une zone protégée par l'homme ou l'animal domestique pour prélever des ressources est un comportement interdit tout au long de l'année au Zimbabwe. Cependant l'histoire des terres à l'interface est complexe. Certaines zones sont passées de sauvages à communales puis protégées en fonction des impératifs de chaque époque (**figure 7**) (Andersson and Cumming 2012). Les services vétérinaires estiment les populations d'ongulés domestiques à la périphérie des parcs nationaux à 10 vaches /km<sup>2</sup>, 9 chèvres /km<sup>2</sup> et 0.6 ânes et moutons / km<sup>2</sup> (données non publiées). Les cochons sont quasiment absents de l'élevage de subsistance dans les cultures traditionnelles du Zimbabwe. Concernant les soins apportés aux animaux d'élevage, les actions prophylactiques habituellement rythmées par les services vétérinaires, ont largement été négligées pendant la crise économique. Cependant certaines activités ont repris en 2010 au début



**Figure 6:** FMD zones before 2000 and fences deployment (Foggin 2010)



**Figure 7 :** Shifting boundaries in western Zimbabwe. (Andersson J.A. and Cumming D.H.M 2012)

de nos activités de terrain.

Les activités majeures en matière de médecine vétérinaires consistaient, ces dernières années, à réaliser des sessions de 'dé-tiquage' par immersion complète du bétail dans des solutions d'acaricides (**photographie ci après**). Ces actions

de 'dé-tiquage' sont centralisées en un point, le 'dip-tank', qui regroupent de nombreux éleveurs. Elles sont organisées par les services vétérinaires. On parle de sessions de 'dipping', organisées régulièrement (cycles hebdomadaires à mensuel en fonction de la saison). Entre 100 à 200 éleveurs dépendent de ces sous unités vétérinaires



régionales qui rassemblent régulièrement des hôtes 'potentiels' (i.e. entre 600 à 1500 vaches répertoriées par 'diptank').

La seconde activité de médecine vétérinaire est la vaccination. Les campagnes de vaccination n'ont pas été réalisées de manière uniforme à travers le pays au cours des 15 dernières années. Les principales maladies ciblées pour le bétail sont la fièvre aphteuse, l'anthrax, 'black leg' (infection à *Clostridium chauvoei*), le botulisme et la dermatose nodulaire contagieuse. Concernant la fièvre aphteuse aucune campagne de vaccination ne fut organisée, pendant notre période d'étude et au moins sur les 5 dernières années, pour les sites de KAZA-TFCA (Dete-Hwange) et Tinde. En revanche, trois sessions furent organisées sur les sites du GL-TFCA (Pesvi-Kruger, Malipati-Gonarezhou) et Choumpani.

Notons, que dans la suite du document les bovins domestiques sont nommés fréquemment 'vaches' pour faciliter la lecture du manuscrit.



### Le buffle africain (*Syncerus caffer*)

Le buffle africain a été décrit dans la bibliographie comme étant l'espèce réservoir principale du virus aphteux. Ce statut de réservoir désigne les individus de l'espèce comme 'porteurs sains' du

virus. Ainsi, les individus infectés ne développent pas de symptômes mais excrètent des particules virales. En Afrique australe, le buffle est porteur sain des sérotypes SAT 1, SAT 2 et SAT 3 (Vosloo et al. 2002, Thomson et al. 2003, Grubman and Baxt 2004, Paton et al. 2009, Ayebazibwe et al. 2010).

Le buffle sauvage est bien représenté sur l'ensemble du continent sous des espèces et des sous espèces différentes. La fragmentation des habitats du siècle dernier et la peste bovine ont cependant fortement diminué son abondance et parcellé son aire de distribution. L'effectif est aujourd'hui estimé entre 500 000 et 1 000 000 d'individus sur le continent. Le buffle d'Afrique australe reste l'une des espèces les plus imposantes avec un poids variant entre 500 et 700 kg. Elle est aussi la plus représentée avec près de 670 000 têtes (East 1998).

Les densités de population dans les trois sites d'étude sont approximativement équivalentes et tournent aux alentours de 0.45 individu par km<sup>2</sup> (Chamaille-Jammes et al. 2009, Dunham 2012). Les tailles de troupeaux sont relativement moyennes, dans nos zones d'étude, et varient faiblement autour d'une gamme allant de 20 à 250 têtes.

D'autres artiodactyles sauvages de plus



petite taille seraient également porteurs du virus aphteux et pourraient jouer un rôle clé dans l'épidémiologie du virus. Le grand koudou (*Tragelaphus strepsiceros*), l'impala (*Aepyceros melampus*) et le phacochère (*Phacochoerus africanus*) pourraient établir des liens épidémiologiques entre les populations 'réservoirs' et 'sensibles' grâce à leur capacité de 'sauteurs' ou de 'fouisseurs'. Ils pourraient ainsi dépasser les clôtures et accéder aux ressources des zones communales hors des zones protégées (Thomson et al 2003).

### L'environnement des hôtes

Les stratégies d'histoire de vie de ces grands herbivores (vaches et buffles) sont relativement simples : s'abreuver, s'alimenter et se reproduire en minimisant les comportements à risques tels que la rencontre de prédateurs (i.e. humains ou naturels) ou potentiellement de parasites (Ezenwa 2004, de Knecht et al. 2007, Owen-Smith 2008). Dans les écosystèmes de savane arides, l'eau est une ressource limitante, et plus particulièrement en saisons sèches. Ces deux espèces d'ongulés sauvages et domestiques ont des besoins d'abreuvement journaliers. Ainsi, les choix des patchs alimentaires sont principalement guidés par la distribution en eau dans le paysage au cours de l'année. (Prins et al. 1996, Valeix et al. 2007, Zengeya F. 2011).

### Le prédateur des hôtes : Le lion (*Panthera leo*) Annexe 3

Les pressions de prédation sur les hôtes diffèrent fortement entre nos sites d'étude. Comme indiqué dans le contexte général cette différence, bien que peu quantifiée mais remarquée sur

le terrain, fût un des éléments fondateur de ce projet (cf. note de page- ANR FEAR).

Dans les écosystèmes de savanes africaines, le lion est le prédateur supérieur de la chaîne alimentaire. Une de ses proies de premiers choix serait le buffle africain mais là encore les données quantitatives manquent malgré le caractère emblématique de ces espèces (Davidson et al. 2012).

La concomitance de facteurs biologiques et anthropiques a amené à classer le lion parmi les espèces vulnérables dans la liste rouge de l'IUCN (liste des espèces en danger à travers le monde <http://www.iucnredlist.org/search>). Le lion est une espèce exclusivement africaine qui souffre particulièrement depuis une centaine d'années de la chasse sportive et ethnique, du rétrécissement des espaces sauvages et de la raréfaction des espèces de proies (cf. carte de l'aire de distribution du lion à travers le continent : <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=15951>).

Dans notre contexte, cette espèce maintiendrait une population plus importante aux abords du parc national de Hwange en comparaison aux deux autres parcs d'étude Gonarezhou et du nord Kruger. Les densités de lions seraient estimées à 2.27 individus pour 100km<sup>2</sup> à l'interface Dete- Hwange (Loveridge et al. 2007,





Valeix et al. 2009) et seraient proche de 0 pour les deux autres interfaces (Table 2).

Les vecteurs de maladies : les tiques

Comme indiqué dans l'encadré 5, les tiques ont joué un rôle majeur dans la santé des populations animales domestiques en Afrique australe. Ces macro-parasites peuvent être porteurs de nombreux germes potentiellement hébergés par la faune sauvage (ex : Theileiria parva et lawrenci). Ces macro-parasites, et les pathogènes associées, interfèrent fortement à la production du bétail (Foggin 2010). Dix espèces sont communément détectées dans cette région et sont classifiées sous 3 genres différents : Rhipicephalus sp., Hyalomma sp. et Amblyomma sp (Table 3). Les ongulés domestiques et sauvages de taille moyenne sont des hôtes pour les stades adultes et immatures des 3 genres. Les habitats sélectionnés par ces vecteurs sont définis très grossièrement dans la littérature (Walker et al.) Cependant, il est fréquemment indiqué que les

probabilités de rencontre avec ces ectoparasites sont plus fortes dans les structures herbacées et les structures buissonneuses mais aussi aux abords des points d'eau. Ces espèces semblent tolérantes aux climats arides comme les écosystèmes de savane (Walker et al.).



©Alexandre Caron

Genus	Ticks species	Stage	Hosts	Season	Habitat	Cattle Diseases	Stage	Hosts	Season
Rhipicephalus sp.	Rhipicephalus simus, Rhipicephalus zambeziensis; Rhipicephalus evertsi evertsi; Rhipicephalus appendiculatus; Rhipicephalus (Boophilus) microplus; Rhipicephalus (Boophilus) decoloratus	Adult stage	DOMESTIC : Cattle +++, Goat, Sheep WILD : Buffalo, Kudu, Wild ungulates, Zebra	Dec - March	Grassland; Cattle pasture	Ex : Corridor disease, bovine theilerioses, redwater (bovine babesiosis)	Immature stage	DOMESTIC : Cattle +++, Sheep +++ WILD : Wild ungulates	April - Aug and May - June
			DOMESTIC : Cattle, Goat, Sheep WILD : Wild ungulates	Wet season	Drier areas	Ex : bovine anaplasmosis, skin diseases		DOMESTIC & WILD : rodents, small mammals	Dry season
			DOMESTIC : Cattle, Goat, Sheep WILD : Buffalo, Giraffe, Large Herbivores	Wet: Oct- Feb	Bush	Ex : Cowdria ruminantium (heartwater); bovine theilerioses		DOMESTIC & WILD : ruminants (Cattle / Buffalo), Giraffe, Small ungulates, Guinea fowls	March-May

Table 3 Summary of ticks species ecology in southern Africa for the three main genus (Walker et al.)

Les protocoles de terrain pour décrire l'interface Sauvage / Domestique

Cinq protocoles de terrain ont été mis en place entre 2009 et 2010 pour décrire les patrons d'interactions sauvages/domestiques et les pathogènes associés.

1. Phase descriptive : session d'échantillonnage Sauvage / Domestique 'one shot' et questionnaires au près des éleveurs (Annexes 1 et 4)

Comme indiqué dans la présentation des sites, mon projet s'intègre dans un plus vaste programme de recherche sur l'écologie des populations sauvages et les dynamiques épidémiologiques aux interfaces des parcs nationaux.

J'ai donc pu profiter dès mon arrivée de protocoles mis en place pour décrire ces terrains. Deux protocoles ont particulièrement apportés des éléments de recherche importants pour la suite de mon projet. Premièrement, des sessions de prélèvements ont été réalisées sur les vaches et les buffles du Gonarezhou afin de décrire la situation épidémiologique à l'interface (Annexe 1). Cette phase descriptive s'est placée à une échelle multi-pathogènes et multi-hôtes. L'objectif était de décrire les risques sanitaires pour les populations sauvages et domestiques liées à leur coexistence dans ces espaces partagés. Ainsi des pathogènes 'domestiques' ont été analysés chez le 'sauvage' et vice versa. Ces résultats épidémiologiques descriptifs nous ont permis de quantifier les risques de transfert de pathogènes entre ces deux populations. La singularité de ce protocole portait sur le fait qu'il s'intéressait aux deux directions du transfert potentiel (Annexe 1). Dans la suite du document, comme indiqué dans le contexte scientifique, une seule direction sera

explorée, celle du sauvage vers le domestique. Une autre singularité de cette étude portait sur la structure du protocole de prélèvements du bétail. En effet l'échantillonnage couvrait une gamme d'intensité d'interactions avec la faune sauvage: (i) proche sans barrière, (ii) proche avec barrière et (iii) loin sans interaction.

Deuxièmement, des interviews ont été menées auprès des éleveurs pour évaluer leurs connaissances des maladies du bétail et les facteurs de risque associés à la présence de la faune sauvage Annexe 4. Ce protocole suit également un gradient d'interactions avec le compartiment sauvage.

2. La télémétrie (Annexes 2, 3 et 5)

Le 'tracking' ou le pistage d'animaux (le plus souvent sauvages) à l'aide de colliers GPS est une avancée technologique relativement récente. Elle date de deux décennies à peine et fut une révolution pour les chercheurs biologistes curieux de décrypter les déplacements d'animaux. Les animaux étaient anciennement pistés par radio-télémétrie. Le signal pulsé (ou « beep beep beep » bien connu des biologistes de terrain) envoyé par les colliers VHF (Very High Frequency) permettait de localiser l'individu dans le paysage, à l'aide d'une antenne réceptrice. Au milieu des années 1990 le 1<sup>er</sup> collier GPS a été déployé sur un animal. Avec un poids de plus 3 kilos, son style a du s'affiner pour permettre une application sur un plus grand nombre d'espèces. Cette technologie s'est depuis perfectionnée. Les avancées majeures ont porté sur la réduction des couts de production et le transfert des données via les satellites. Ainsi la télémétrie s'est fortement démocratisée au cours des 5 dernières années. Elle est aujourd'hui employée dans

de multiples situations à l'image de ce projet (recherche fondamentale & appliquée, écologie, épidémiologie et conservation). Des colliers GPS ont été posés sur les modèles biologiques d'étude pour suivre leurs déplacements à des échelles temporelles fines. La particularité de ce projet porte sur deux points principaux : (1) Les deux espèces sympatriques d'étude (i.e. vaches et buffles) ont été 'trackées' sur les 3 sites simultanément. (2) Trois espèces de niveaux trophiques différents ont été suivies simultanément et sur un même site (i.e. vaches : proie domestique ; buffles : proie sauvage ; lions : prédateur supérieur de l'écosystème de Hwange NP) (cf. figure 8).

3. Spatialisation des interactions dans la population sensible – domestique. (Section3)

Le protocole de télémétrie succinctement détaillé ci-dessus, aura permis de quantifier pour la première fois les interactions entre les populations d'ongulés sauvages et domestiques dans les écosystèmes de savane et d'observer le rôle de leur prédateur naturel dans ces interactions. Cependant, les tailles d'échantillons des individus suivis auront été très faibles aux vus des coûts des colliers GPS (1500€ - 2000€ l'unité). Ce protocole télémétrique à large échelle aura permis de décrire les patrons d'interactions grâce à son dimension multi-sites et de décrire le taux de contact nécessaire pour introduire le virus aphteux dans la population sensible (figure 8). Cependant, afin d'étudier les mécanismes de diffusion du virus au sein de la population domestique, il était nécessaire de mettre en place un protocole plus fin et plus précis sur ces populations. Des questionnaires ont ainsi été mis en place par les services vétérinaires afin

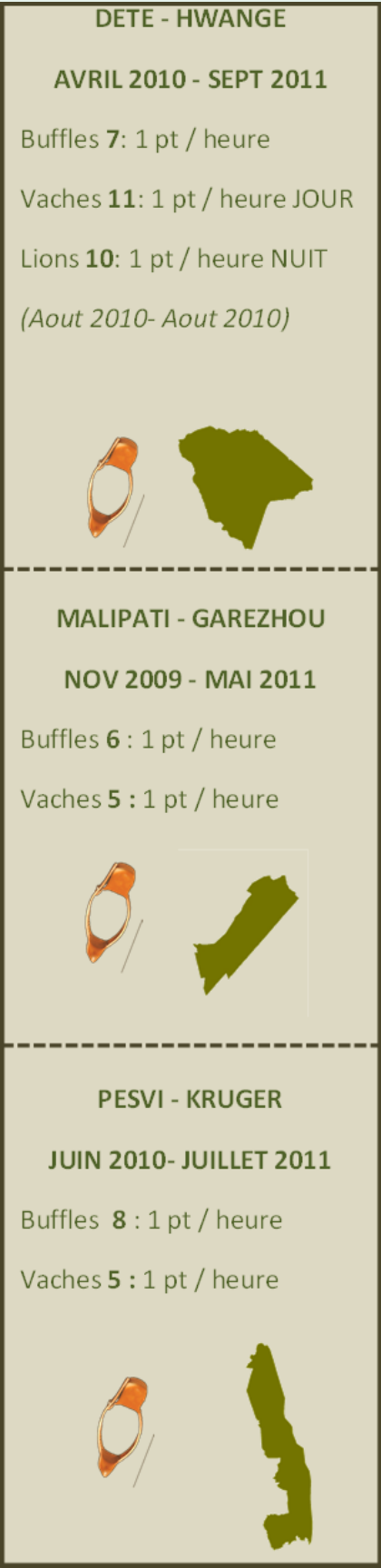


Figure 8 : Telemetry protocol: GPS collars effort according to sites and species (pt=point)

d'améliorer nos connaissances sur les stratégies d'élevage à l'interface des parcs nationaux de Hwange et de Gonarezhou. Deux questions ont principalement structuré les interviews : (1) « Vous arrive-t-il d'amener vos vaches pâturer ou s'abreuver avec d'autres éleveurs ? Si oui, lesquels? (2) Quelles sont les zones de pâturage et d'abreuvement que vous utilisez en fonction des saisons ? A la suite du questionnaire, le point GPS du lieu de vie de l'éleveur était enregistré ainsi que le nombre de vaches élevées par ce dernier. Les interactions entre éleveurs et troupeaux ont par la suite été décrites par saison et par site de rencontre.

4. Suivi épidémiologique par sérologie. (Annexe 2)

Les protocoles de télémétrie multi-espèces et d'interviews ont été complétés par des protocoles de suivis épidémiologiques

longitudinaux à échelle individuelle dans les populations domestiques. Les transitions des statuts sérologiques ,chez ces individus, ont ainsi été suivies pendant près de 16 mois avec une moyenne de 4±1 prélèvements/individu. La stratégie d'échantillonnage fut contrastée avec des prélèvements, sur des individus sans interaction potentielle avec la faune sauvage, et sur des individus avec des interactions, qui plus est, quantifiées par télémétrie (figure 9). Les statuts sérologiques ont été caractérisés en utilisant deux tests. Les kits de diagnostic ELISA commerciaux ont été utilisés pour détecter les anticorps liés à une infection. On parle d'anticorps 'NSP' qui réagissent lors de l'infection aux Protéines Non Structurales du virus. Les échantillons prélevés ont également été analysés avec des tests ELISA qui permettent la détection d'anticorps qui réagissent aux sérotypes circulants (SAT1 / 2 et 3). Ces tests sont nommés SATs dans la suite du document. Les anticorps qu'ils détectent sont produits en

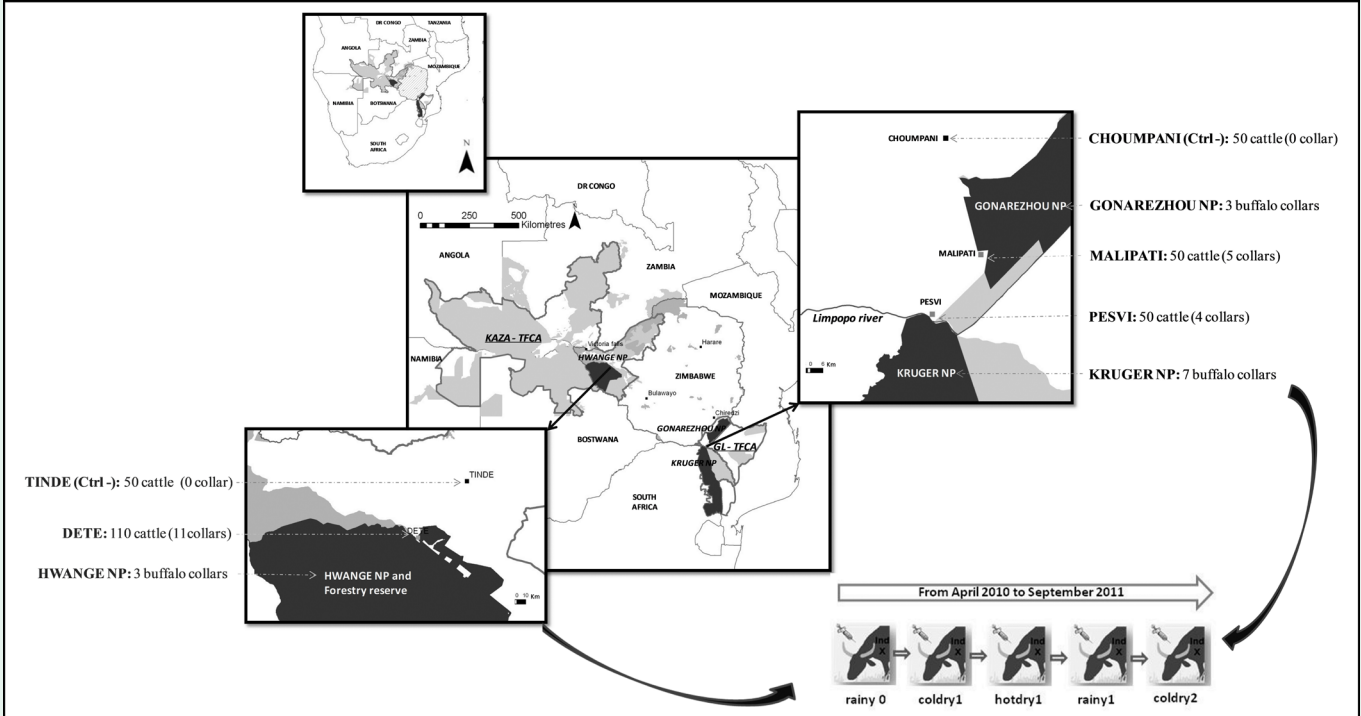


Figure 9 : Cattle sampling strategies : 300 cattle followed during 16 months with 5 sampling sessions organized



réaction aux protéines structurales du virus. Ces tests ne différencient pas les anticorps produits en réponse aux antigènes naturels de ceux produits en réponse aux antigènes vaccinaux. Les ELISA pour détecter les anticorps dirigés contre les antigènes du sérotype SAT 2 n'ont pas fonctionné lors de notre étude.

La littérature ne décrit pas précisément les dynamiques des anticorps anti fièvre aphteuse chez les bovins de l'élevage de subsistance d'Afrique australe. Plus particulièrement, ces races rustiques qui vivent historiquement à proximité des populations sauvages sont peu étudiées. Cependant, il nous a paru important de décrire, à partir des informations de la littérature, les dynamiques des anticorps naturels 'NSP' et vaccinaux 'SATs' attendues au sein des hôtes domestiques (figure 10). Cette caractérisation nous a permis de déterminer le rythme des sessions d'échantillonnage afin de détecter des transitions immunologiques chez les bovins. Nous avons choisi d'effectuer des prélèvements sur les individus suivis, tous les quatre mois, afin de coïncider avec le rythme des changements de saisons de la région (table 4).

Starting	Ending	Name in our study
March/April 2010	July / August 2010	Cold dry 1
July / August 2010	November / December	Hot dry
November / December	March / April	Rainy
March/April 2010	July / August 2010	Cold dry 2

Table 4 : Seasons covered by the serological monitoring our study

5.La détection de macro-parasites dans l'environnement (Annexe 5)

Aborder la problématique de la présence de macro-parasites dans l'environnement soulève de nombreuses questions méthodologiques, particulièrement si l'objectif est de comparer

des densités entre espèces sur différents compartiments spatiaux. L'objectif était d'estimer la diversité et la densité de tiques dans des compartiments spatiaux contrastés avec et sans faune sauvage. De nombreuses questions ont alimenté la mise en place de ce protocole : où échantillonner et comment ? Quel est le meilleur compromis entre qualité des données et investissement sur le terrain ? Comment être sûr de l'absence d'un macro-parasite dans un milieu en cas de non détection ? Comment interpréter les évènements de détection en terme de densités? Nous avons pour cela concentré notre attention sur la technique d'échantillonnage. Nous avons adopté les méthodes préconisées par MacKenzie et Royle (Mackenzie. and Royle. 2005, Royle et al. 2005) basées sur la répétition des sessions de détection. Nous avons choisi de privilégier le nombre de répliques dans chaque site plutôt que le nombre de sites échantillonnés. Nous avons opté pour des échantillonnages aux abords des points d'eau. Ces lieux d'abreuvement représentent des zones à fortes concentrations animales en système de savane (Valeix et al. 2007, Zengeya F. 2011). La technique du drapeau fût utilisée pour prélever les parasites dans la végétation (Talleklint-Eisen and Lane 2000). Trois compartiments spatiaux ont été échantillonnés. Leurs caractéristiques différaient selon les hôtes qu'ils hébergeaient : (1) l'intérieur d'un parc national (Hwange) avec une large diversité d'ongulés sauvages (i.e. hôtes potentiels pour les espèces de tiques locales), (2) l'interface du parc avec des points d'eau attirant les herbivores sauvages et domestiques, et enfin (3) une zone communale où les hôtes domestiques, moins diversifiés, n'ont aucune interaction avec des hôtes sauvages (figure 11).

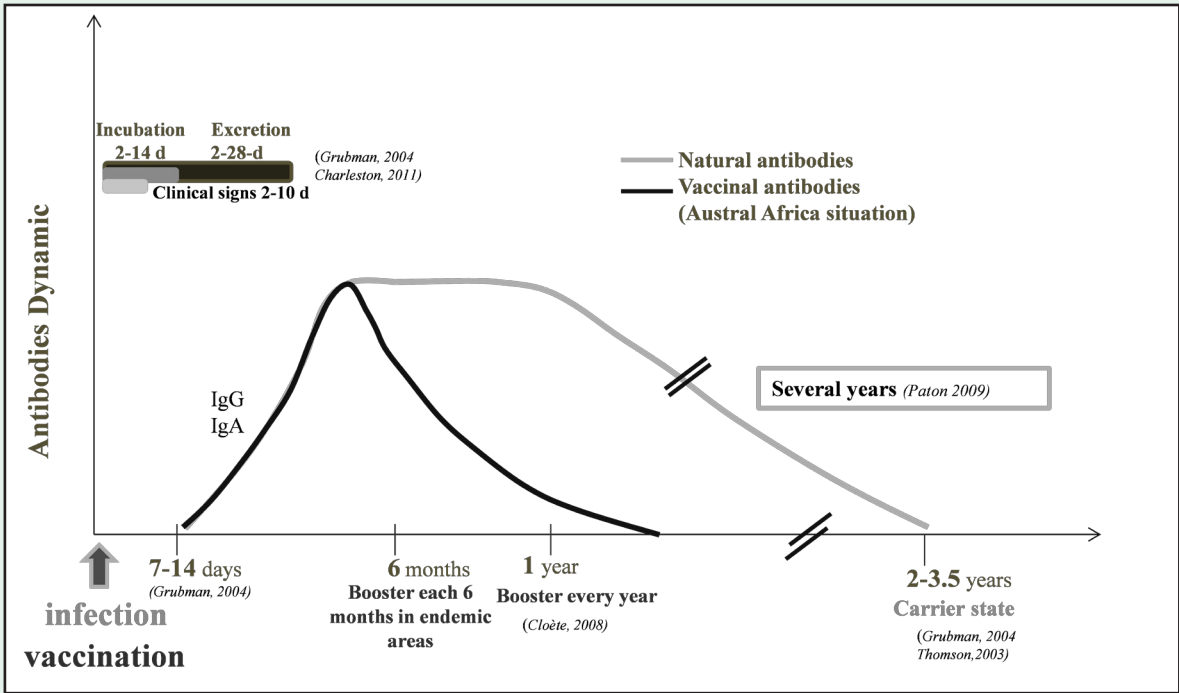


Figure 10: Hypothetical foot and mouth antibodies dynamic for cattle population depending on the antigens type: vaccination or infection

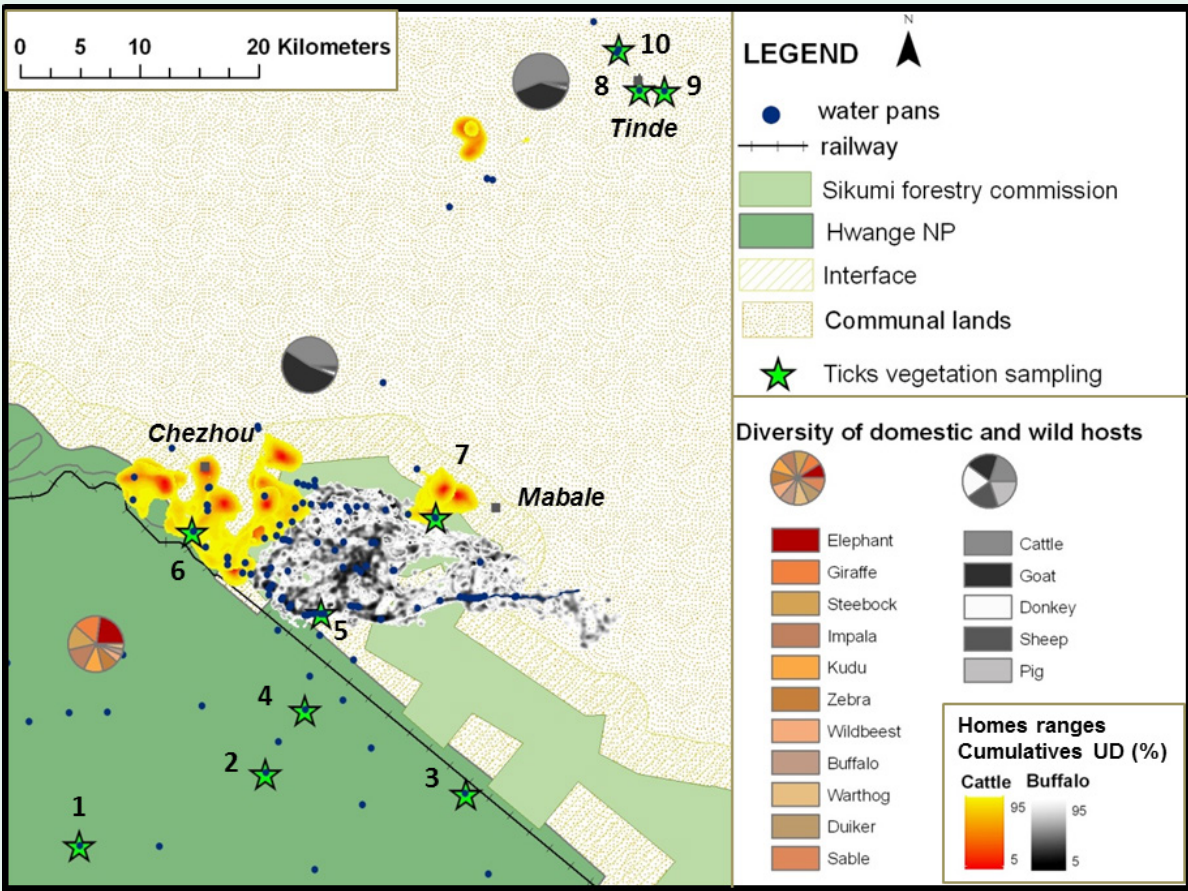


Figure 11 : Ticks sampling strategy according to spatial compartments (national park, interface or communal lands without wildlife interactions) and to the composition of ungulate hosts

## Méthodes d'analyses des données récoltées

De nombreuses méthodes ont été utilisées pour analyser les données récoltées sur le terrain et conclure sur les déterminants de la diffusion de pathogènes dans un contexte multi-spécifiques. Ces méthodes sont particulièrement détaillées dans les annexes. Elles sont également critiquées dans la discussion, où nous avons souhaité pointer leurs limites et proposer d'autres méthodes d'analyses qui pourraient être utilisées. Cependant, la palette des méthodes utilisées pour traiter des données, de plus en plus complexes, est brièvement présentée dans les paragraphes qui suivent afin d'améliorer la compréhension des résultats des différentes sections.

### 1. Les modèles linéaires (Annexe 2,3)

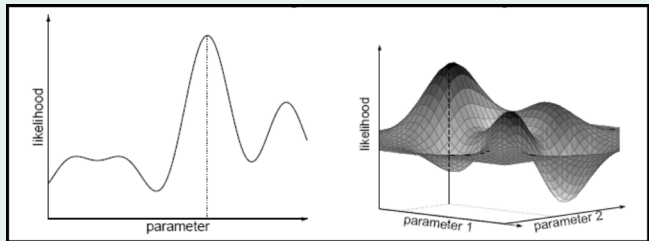
Modéliser consiste à simplifier la réalité. Un pan de la modélisation s'appuie sur l'analyse de données pour décrire les variations d'une variable à expliquer ou réponse (ex. la probabilité d'infection pour un individu) en fonction de variables explicatives (ex. taille du groupe, saison, vaccination). La sélection de ces dernières est généralement guidée par les connaissances scientifiques et la possibilité de mesurer leurs valeurs sur le terrain.

Les modèles décrivant les variations de la variable réponse se présentent sous la forme de combinaisons linéaires des variables explicatives.

$$f(y_i) = \hat{a}_0 + \hat{a}_1 x_{1i} + \hat{a}_2 x_{2i} + \hat{a}_3 x_{3i} + \dots + \hat{a}_n$$

Ces combinaisons linéaires contiennent les valeurs des variables explicatives ( $x_1, x_2, x_3$ ) ainsi

que des coefficients ( $a, a_1, a_2, a_3$ ) qui décrivent l'influence de chaque variable explicative sur la variable réponse ( $y$ ). La méthode du maximum de vraisemblance est généralement utilisée pour déterminer les valeurs de ces coefficients qui maximisent la probabilité d'observation des données utilisées pour ajuster le modèle. Ces valeurs constituent des estimations de ces paramètres par maximum de vraisemblance. La **figure 12** illustre le principe de maximum de vraisemblance où la vraisemblance des données utilisées pour ajuster le modèle est représentée en fonction des valeurs possibles pour deux paramètres du modèle. La paire de valeurs de ces deux paramètres qui maximise la vraisemblance représente l'estimation du maximum de vraisemblance de ces paramètres. En fonction de la nature de la variable à expliquer les modèles utilisés peuvent être des modèles linéaires ou des modèles linéaires généralisés. Dans ce dernier cas, une fonction  $f(y)$  est utilisée pour relier la variable réponse aux variables explicatives. Lorsque la variable réponse est une proportion ou une variable binaire, la fonction logit est utilisée ; lorsque la variable réponse est un comptage ou un effectif la fonction log est utilisée.



**Figure 12 :** Maximum likelihood parameter estimation an illustration from Choisy et al. 2007

Au cours de ce doctorat, nous avons fréquemment utilisé cette méthode statistique pour décrire les relations entre un phénomène observé (i.e. variations des taux d'acquisition d'anticorps dirigés contre la fièvre aphteuse) et des facteurs pouvant influencer ce phénomène (i.e. taux de contacts avec les populations de buffles). Bien que nos démarches soient corrélatives (par opposition à des démarches expérimentales), l'analyse des données à l'aide de modèles linéaires et de modèles linéaires généralisés permettent de dégager les causes potentielles des variations des patrons épidémiologiques ou écologiques observés.

### 2. La télémétrie et l'estimation du contact (Annexe 2,3)

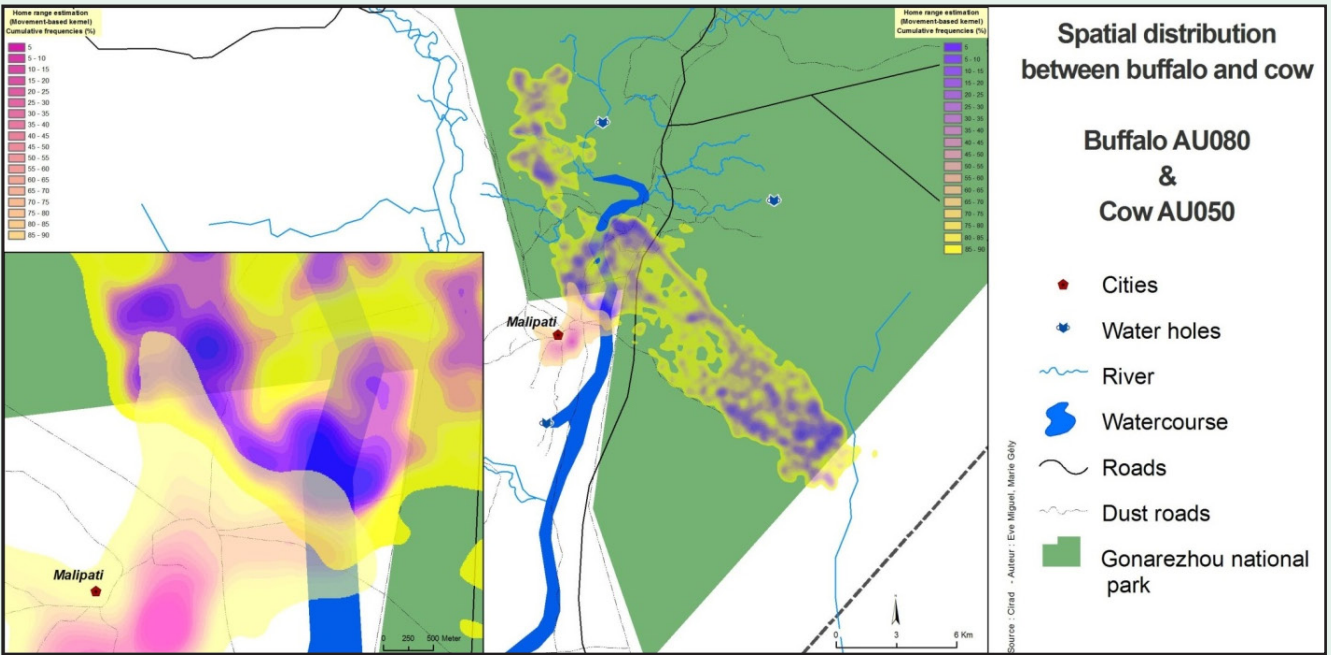
La télémétrie permet le géo-référencement spatial des individus à haute fréquence (i.e. un point GPS par heure). Ces données peuvent servir à quantifier des contacts inter et intra spécifiques et donc à paramétrer des modèles

épidémiologiques. Ces protocoles sont généralement appliqués à l'échelle des individus mais les résultats peuvent fréquemment être interprétés à une échelle supérieure, celle des troupeaux.

A partir de ces informations deux types d'interactions ont été évalués.

**(1) Les contacts :** Un contact est défini lorsque deux points GPS, de deux individus différents, sont enregistrés à moins de  $x$  mètres de distance euclidienne et  $y$  unités de temps l'un de l'autre. Le choix de la fenêtre spatio-temporelle qui définit un contact ( $x, y$ ) dépend de ce que l'on entend par contact. Elle doit également intégrer l'incertitude des données de géolocalisation (aire potentiellement couverte par l'individu entre deux enregistrements de position et précision des localisations GPS).

**(2) Le chevauchement ou le recouvrement :** Les aires de distribution ou domaines vitaux des individus sont estimés par la méthode classique du noyau (ou 'kernel'). Cette méthode estime



**Figure 13 :** Volume overlap illustration between one cattle and one buffalo at the Malipati-Gonarezhou interface with the movement based kernels (Benhamou and Cornelis 2010)



des enveloppes de probabilité de présence de l'individu dans l'habitat. La méthode développée, par Benhamou et coll, permet d'intégrer le mouvement des individus entre les localisations GPS enregistrées et semble être la plus performante à ce jour pour gérer ce type de données (Benhamou and Cornelis 2010, Cumming and Cornelis 2012). A partir des calculs de probabilité de présence, un volume de recouvrement intra et inter spécifique peut être calculé. Cette estimation du chevauchement intègre l'espace utilisé par les individus et l'intensité de l'utilisation de cet espace comme l'illustre la **figure 13** (Fieberg and Kochanny 2005).

### 3. Les analyses réseaux (Section 3)

Les analyses réseaux ont été développées dans ce doctorat à deux niveaux :

**Premièrement** pour la caractérisation des contacts entre deux espèces (i.e. vaches-buffles, vaches-lionsetbuffle-lions). Les réseaux construits étaient alors de type bimodaux (**encadré 6 ; section 3**) avec un grand nombre de réseaux possibles (en fonction de l'incrémentation des fenêtres spatio-temporelles) et un faible nombre de nœuds (correspondants aux seuls individus suivis par télémétrie).

**Deuxièmement**, pour la représentation des patrons de contacts entre troupeaux de vaches, générés par le partage de points d'eau. Les réseaux construits étaient ici de type unimodaux avec un nombre limité de réseaux (i.e. correspondant aux saisons étudiées) mais avec un nombre de nœuds plus conséquent (i.e. nombres d'éleveurs/vaches dans la population). Les différents indices de réseaux (**encadré 6**) ont ensuite été calculés puis implémentés dans des analyses statistiques classiques.

### 4. Occupation des sites et capture – marquage - recapture (CMR) (Annexe 5)

Nous avons également utilisé des modèles d'occupation des sites (CMR) qui permettent d'analyser des données de détection et de comptage obtenue lors de stratégies d'échantillonnages répétés (Mackenzie. and Royle. 2005, McClintock et al. 2010). Ces méthodes sont particulièrement pertinentes lorsque les organismes étudiés sont faiblement détectables. La répétition des sessions de détection et de comptage sur un site permet l'estimation des probabilités de détection et l'obtention d'estimations non biaisées des probabilités d'occupation et des densités. Cette méthode est particulièrement utilisée en écologie pour la détection d'espèces sauvages dans l'environnement (Bailey et al. 2004) mais commence à faire ses preuves dans les problématiques de santé animale (Adams et al. 2010). Nous avons utilisé cette méthode pour estimer la présence ou la densité de macro-parasites (i.e. tiques) dans l'environnement (**Annexe 5**).

## ENCADRE 6: DEFINITION DES RESEAUX

### Construire un réseau:

Un réseau est un ensemble d'unités d'intérêt, 'nœuds', connectées ou non par un type de relation appelé 'lien'. Un lien entre deux nœuds est, soit dirigé, soit non dirigé et peut être binaire ou pondéré. Deux types de réseaux ont été utilisés dans cette thèse (1) le réseau unimodal qui ne fait intervenir qu'un seul type de nœuds (exemple : nœuds=éleveurs, lien=partager le même point d'eau pour l'abreuvement du bétail) et (2) le réseau bimodal qui fait intervenir deux types de nœuds (exemple : nœuds=éleveurs et points d'eau, lien= utilisation d'un point d'eau par un éleveur et son bétail).

### Les indices du réseau :

La densité d'un réseau (*density*): traduit la proportion des liens possibles qui sont effectivement observés dans le réseau (Wasserman and Faust 1994).

La connectivité d'un réseau (*connectivity*): traduit la proportion des paires de nœuds possibles qui peuvent être connectés par un chemin constitué de liens.

### Les indices à l'échelle du nœud :

Le degré d'un nœud (*degree*): correspond au nombre de liens qui arrivent et partent d'un nœud (Freeman 1979).

L'intermédiarité d'un nœud (*betweenness*) : correspond au nombre de chemins les plus courts entre paires de nœuds qui passe par le nœud focal (shortest-path betweenness (Freeman 1979, Brandes 2008).

### Structuration d'un réseau :

Dans un réseau complexe, il peut être intéressant d'identifier les 'points de coupure' (*cut-points*) et les 'ponts' (*bridges*). Il s'agit respectivement de nœuds et de liens dont la suppression engendre une fragmentation (ou déconnexion) du réseau. Le *blockmodeling* est une méthode visant à regrouper les nœuds selon la place qu'ils occupent dans le réseau (White et al. 1976). Les nœuds sont regroupés selon leur équivalence structurelle (Doreian et al. 2005), c'est-à-dire s'ils sont pareillement reliés à d'autres nœuds.

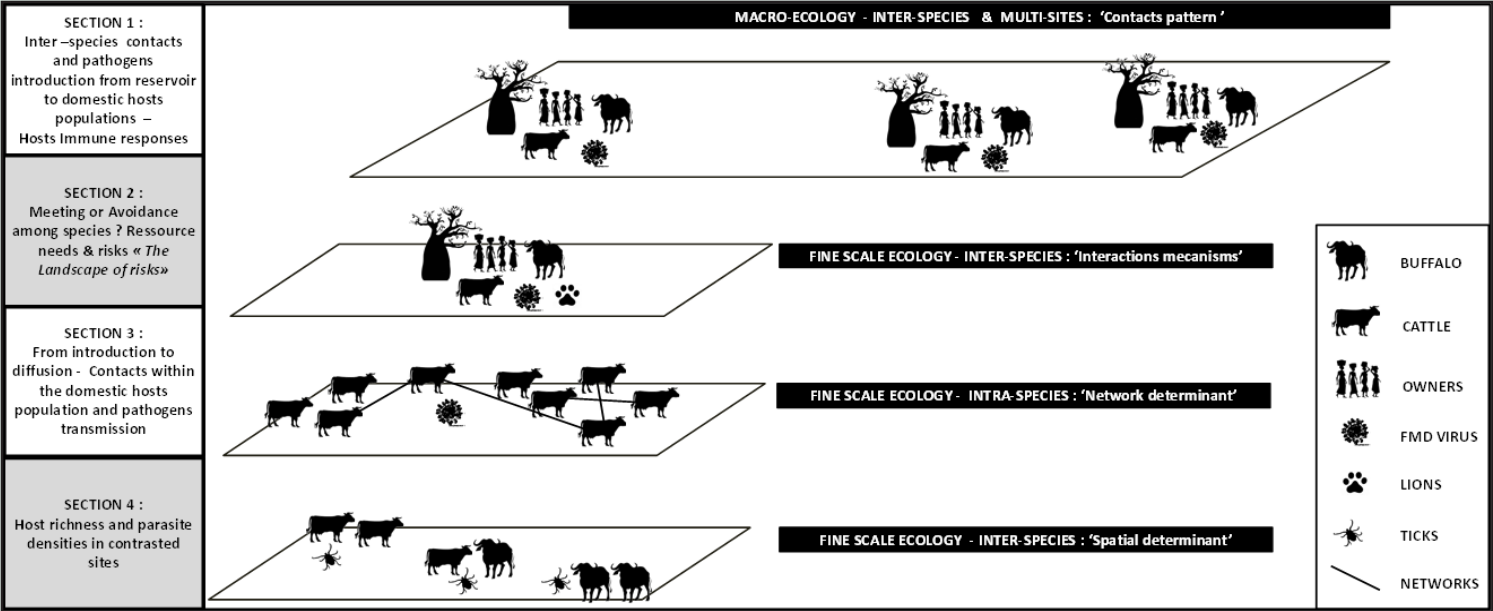


Figure 14 : Sum up of the different sections and the different levels of study.

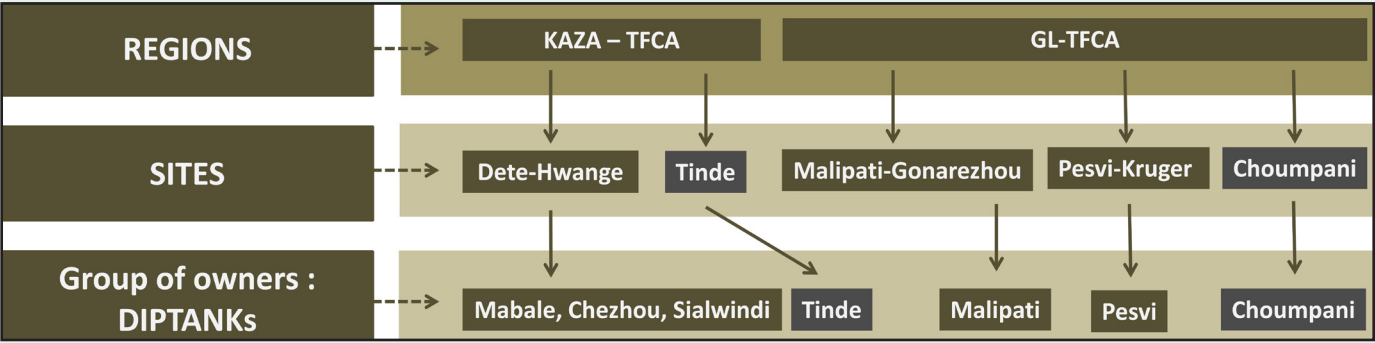


Figure 15 : Spatial level guide (sites in green boxes are close to national park and sites in grey boxes are far from national park).





## ETUDE EXPLORATOIRE

*LES MALADIES SAUVAGES / DOMESTIQUES  
A L'INTERFACE*

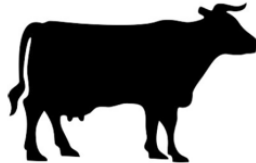
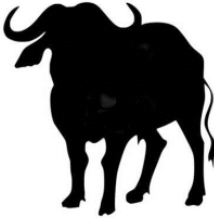
ETUDE EXPLORATOIRE: LES MALADIES SAUVAGES – DOMESTIQUES A L’INTERFACE (Annexe 1)

**A**vant d’entreprendre une étude sur les déterminants des interactions entre espèces sympatriques et les risques de transmission de pathogènes qui en découlent, il était important de réaliser un état des lieux descriptif des situations épidémiologiques chez ces populations (i.e. bovins domestiques vs buffle sauvage dans notre étude). Cinq pathogènes ont été ciblés soit pour leurs caractères endémiques et économiques (comme la fièvre aphteuse (Thomson 1995), la theileiriose (Sibeko et al. 2008)) ou la dermatose nodulaire contagieuse (Rweyemamu et al. 2000), soit pour leurs caractères zoonotiques (comme la brucellose (Kubuafor et al. 2000, Marcotty et al. 2009), la fièvre de la vallée du rift (Anyamba et al. 2010) ou la tuberculose (Michel 2002)).

A un instant *t* de nombreux pathogènes infectent les populations sauvages et domestiques. Les deux populations sympatriques partagent certains pathogènes comme la fièvre aphteuse, la theileiriose ou la fièvre de la vallée du rift mais avec des prévalences variables. Comme indiqué dans la littérature, ces résultats confirment le rôle potentiel du buffle en tant que réservoir de la fièvre aphteuse et de la Theileiriose (Thomson et al. 2003, McKeever 2009). Certaines espèces de pathogènes ont été détectées uniquement dans une des deux populations. La brucellose et la dermatose nodulaire contagieuse ont été exclusivement détectées chez le bétail ; inversement la tuberculose bovine n’a été détectée que chez le buffle. Malgré le caractère instantané de cette caractérisation épidémiologique, obtenue à partir d’une seule

session de prélèvements et sur un site d’étude, les résultats obtenus amènent à s’interroger sur la capacité de certains pathogènes à franchir la barrière d’espèces (synthèse **Figure 16**). Les différentes estimations de prévalences indiquent que les risques zoonotiques pour les populations humaines vivant à la périphérie des parcs nationaux ne sont pas nuls. Ce risque semble de plus être spatialisé. En effet, l’étude simultanée et comparative des populations d’ongulés domestiques plus ou moins isolées des populations d’ongulés sauvages indique que le risque infectieux (pour les hommes et les animaux) pourrait être plus fort dans les populations domestiques vivant proche des populations sauvages.

Cette étude descriptive, nous a permis d’obtenir tous les crédits scientifiques pour approfondir les questions associées aux contacts interspécifiques et aux risques de diffusion de pathogènes.

TUBERCULOSIS	∅	* *
FOOT AND MOUTH DISEASE	* *	* * * * *
BRUCELLOSIS	* *	∅
RIFT VALLEY FEVER	* * *	*
THEILERIOSIS	* *	* * * * *
LYMPY SKIN DISEASE	* * *	∅
		

**Figure 16 :** Synthesis of diseases prevalence estimated in sympatric ungulates at the interface of Gonarezhou National Park in 2008 (Stars are representative of the prevalence estimates: one star = low; 5 stars high).

TO SUM UP

- Several pathogens are shared between wild and domestic sympatric ungulates living at the interface of one protected area in southern Africa (i.e. Gonarezhou National Park)
- Buffalo is a diseases reservoir species for cattle (i.e. Foot and mouth disease and Theileiriosis) but opposite situation could potentially occur (i.e. Brucellosis and Rift valley fever)
- Risks of infection are higher for domestic populations living close to protected areas as compared to populations without interactions with wild populations



## SECTION 1

*CONTACTS INTERSPECIFIQUES,  
TRANSMISSION,  
IMMUNITE*

Le cas de la diffusion de la fièvre aphteuse entre  
buffles et vaches

CONTACTS INTERSPECIFIQUES,  
TRANSMISSION ET IMMUNITÉ

Le cas de la diffusion de la fièvre aphteuse  
entre buffles et vaches (Annexe 2)

L'étude exploratoire présentée précédemment, nous a permis de décrire les proportions d'individus infectés par une gamme de pathogènes à un instant 't', et sur un site, grâce à la détection d'anticorps ou directement du pathogène, chez les deux espèces sympatriques que sont les bovins domestiques et le buffle africain.

Dans cette partie, nous allons nous focaliser sur un pathogène ; la fièvre aphteuse et sur les relations entre la fréquence des interactions entre populations sauvages et domestiques et l'incidence de la fièvre aphteuse au sein des populations domestiques (i.e. vaches). Nous aborderons également la question de la persistance des anticorps produits suite à une infection ou à une vaccination. Enfin, nous nous interrogerons sur la persistance du virus aphteux dans l'environnement et sur le risque de transmission indirect dans les écosystèmes de savane.

Variations des contacts: saisonnières, inter-sites et inter-individuelles

Afin de quantifier les interactions entre ces deux espèces, nous avons utilisé les données de télémétrie. Nous avons considéré qu'un contact, potentiellement infectieux, avait eu lieu lorsqu'une position de vache était enregistrée à moins de 300 mètres et moins de 15 jours après l'enregistrement d'une position de buffle. Cette

fenêtre spatio-temporelle (300 m - 15j) a été déterminée en considérant l'imprécision des GPS, la taille des troupeaux (i.e. vaches et buffles) et la survie potentielle du virus aphteux dans l'environnement.

Premièrement, comme l'indique la figure 17, les bovins domestiques ont des contacts potentiellement infectieux avec les buffles sur les trois sites d'études. La fréquence de ces contacts diffère entre sites, avec de plus fortes fréquences au nord Kruger, suivi du Gonarezhou et de Hwange. Nous nous questionnerons plus tard dans le manuscrit sur les causes de ces différences de fréquences des contacts entre des sites aux frontières perméables. Il est d'ailleurs curieux de noter que les contacts n'ont pas toujours eu lieu du même côté de la frontière qui sépare les zones communales, des aires protégées (i.e. étoiles roses sur la figure 17). Cette différence sera également commentée dans la suite du document (Section 2). Notons juste pour le moment que les contacts sont majoritairement enregistrés dans les zones communales pour l'interface Pesvi-Kruger, à la frontière du parc pour Gonarezhou-Malipati et dans le parc pour l'interface Hwange-Dete figure 17 et 19.

Deuxièmement, les contacts sont localisés à proximité des points d'eau sur les 3 sites (figure 17 étoiles roses). L'hypothétique compétition interspécifique pour la ressource (i.e eau et zone de pâturage) (Odadi 2011) semble également confirmée par l'observation sur les 3 sites de pics de contacts 'vaches-buffles' en saison sèche (figure 18).

La représentation en réseaux des contacts entre individus suivis (figure 20), permet de mettre en évidence une forte variabilité individuelle des fréquences de contacts.

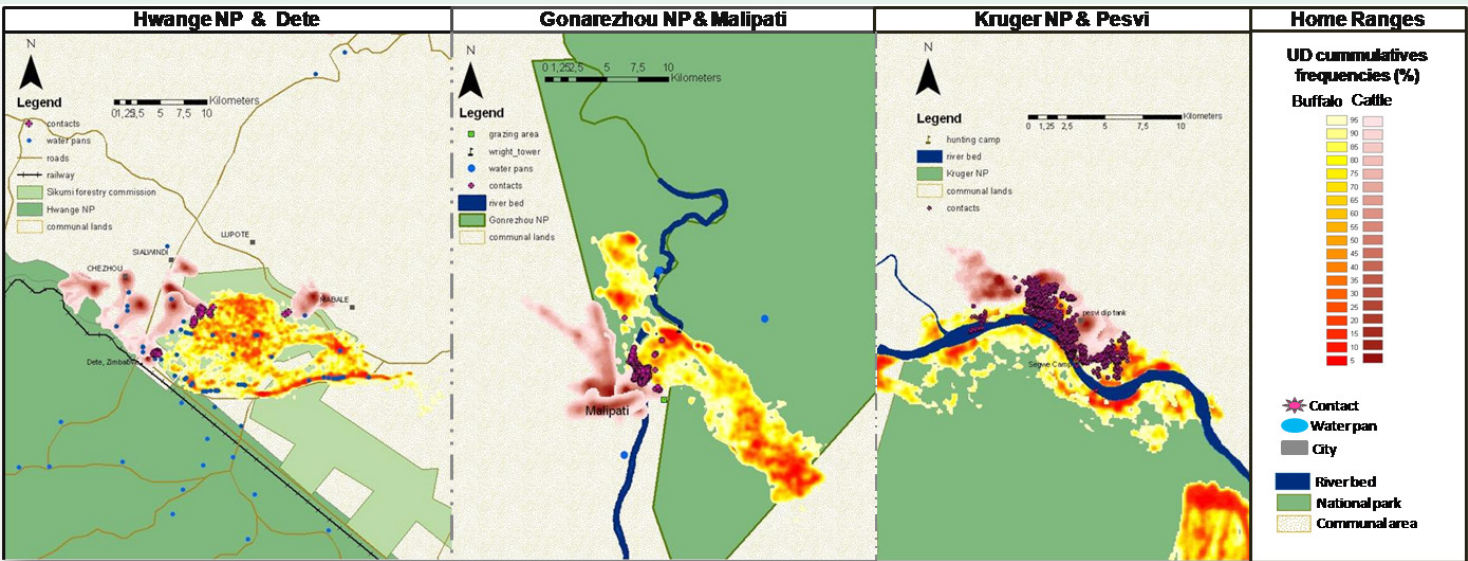


Figure 17 : Maps of cattle and buffalo home ranges (red- brown & red-yellow respectively) and contacts at 3 national parks (NP) borders in southern Africa (KAZA-TFCA : Hwange-Dete and GL-TFCA : Gonarezhou-Malipati and Kruger-Pesvi). The locations of contacts events between cattle and buffalo are represented by pink stars (i.e. a cattle position recorded within 300 meters of a buffalo position less than 15 days after the buffalo position had been recorded).

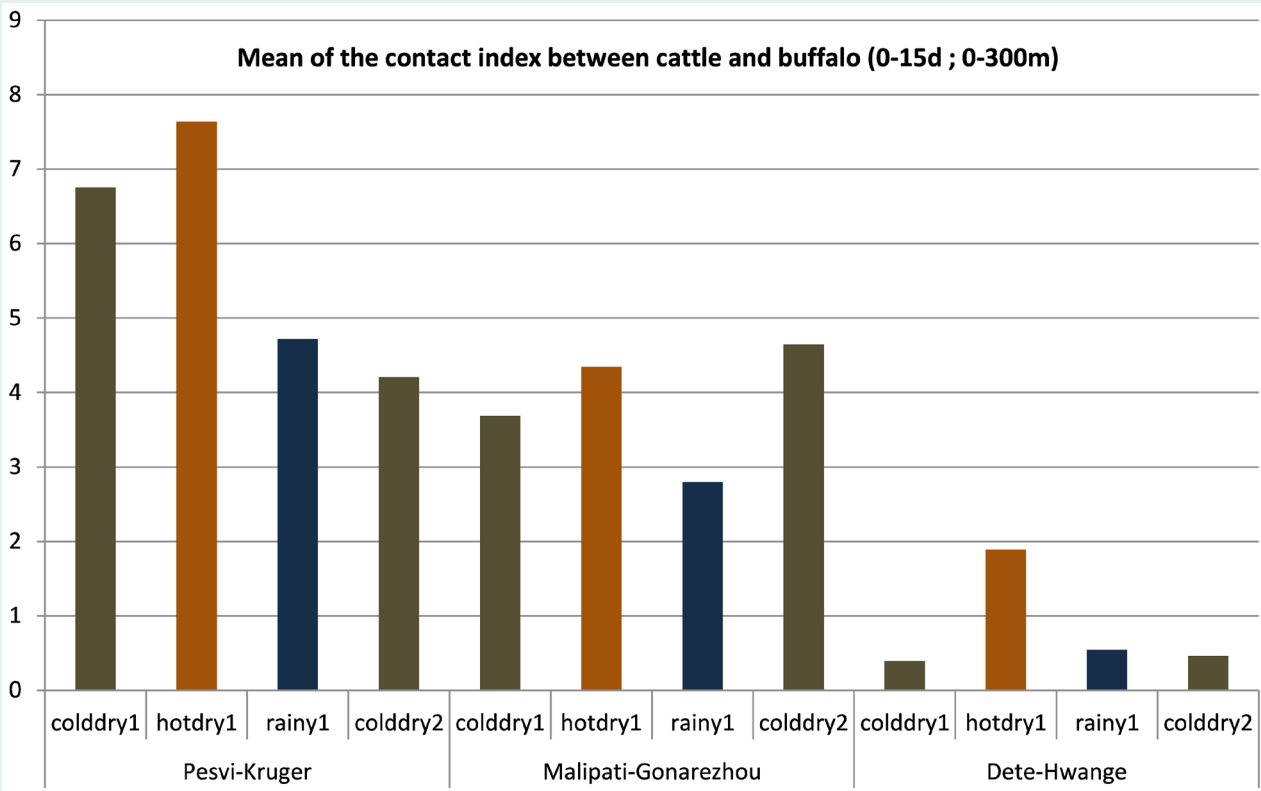




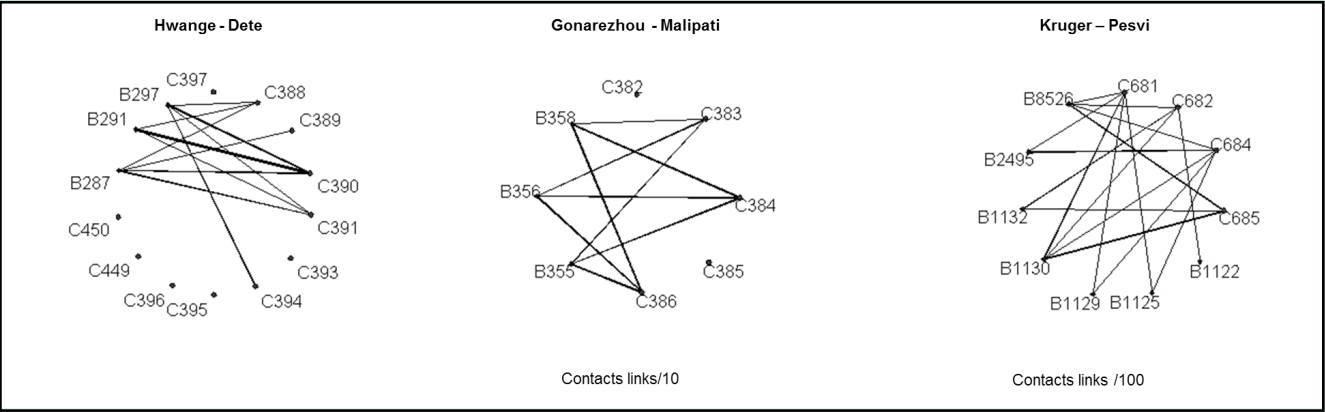
Figure 18 : Mean of the cattle/buffalo contact index (0-15d; 0-300m) in the 3 study sites and during the 4 seasons covered by the study (the success rate of collars data acquisitions was integrated in the index estimation see annexe 2).



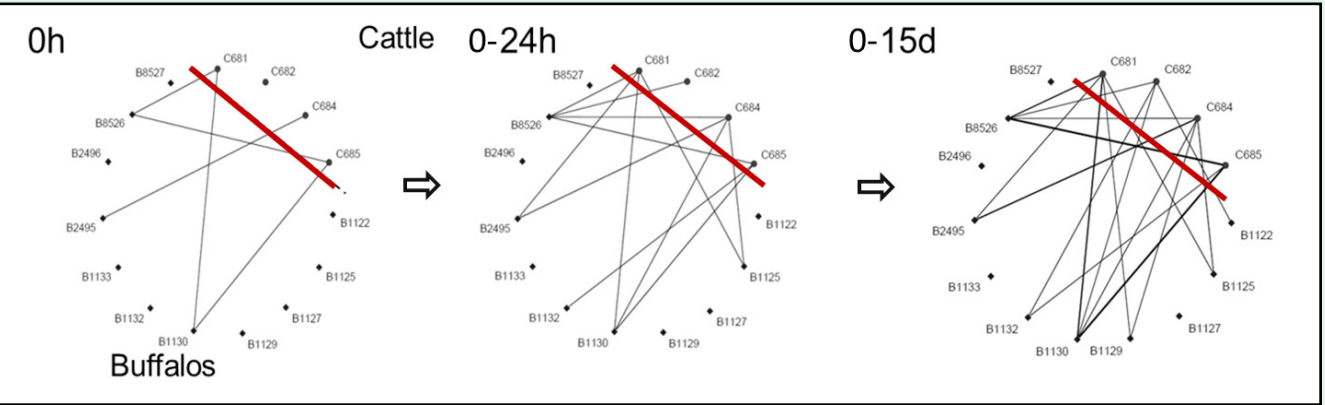
* contacts Buffalo – Cattle	Communal lands	National Parks
HWANGE - DETE		*
GONAREZHOU - MALIPATI	*	*
KRUGER - PESVI	***	



**Figure 19** Distribution of buffalo/ cattle contacts among the communal, interface and national park compartment in the three study sites. Stars illustrate the contact intensity (i.e one star=low, three stars = high).



**Figure 20** Network representations of buffalo-cattle contacts among tracked individuals in the three study sites. The networks are bimodal with 'C' representing Cattle and B Buffalo. A link indicates a potentially infective direct or indirect contact between a buffalo and cattle according to our definition (0-300 meters and 0-15 days). The thickness of the links is proportional to the intensity of the contact (i.e. number of positions of the cattle which were considered as representing a potentially infective contact with the buffalo).



**Figure 21** Network representations of buffalo-cattle contacts for varying temporal windows in Pesvi-Kruger interface where the highest contact rates were observed. The spatial window is fixed at 0 to 300 meters

Si l'on s'intéresse plus finement au site de Pesvi-Kruger, pour lequel on estime les plus grandes fréquences de contacts (**figure 21**), nous observons que le taux de contacts augmente naturellement avec l'incrémentation temporelle. Cependant, des contacts directs ont été enregistrés sur ce site entre les deux espèces sympatriques (0-300m /0h). Ces interactions directes ont été observées uniquement sur ce site. Généralement, nous assistons à une alternance par les deux espèces des espaces partagées dans l'utilisation, avec des activités diurnes pour le bétail et nocturnes pour les buffles. Vous pouvez consulter sur le lien internet suivant une petite animation réalisée sur le site de Pesvi-Kruger qui illustre les différents éléments détaillés ci-dessus (i.e. contacts, accès aux points d'eau, alternance d'utilisation de l'espace jour- nuit).

*Lien animation réalisée avec le support de Daniel Cornélis.*

[https://plus.google.com/photos/104192886427899962335/albums/5777194274221603121?authkey=CKGM7u\\_53Y2iCQ](https://plus.google.com/photos/104192886427899962335/albums/5777194274221603121?authkey=CKGM7u_53Y2iCQ)

### *Incidences et Réversion des anticorps de la fièvre aphteuse*

Après avoir estimé les taux de contacts potentiellement infectieux entre les buffles et les vaches, nous avons tenté d'établir le lien entre ces contacts et l'incidence de la fièvre aphteuse à l'aide du suivi sérologique longitudinal sur le bétail. Nous avons par conséquent travaillé sur les taux d'incidence (acquisition d'anticorps) et de réversion (perte d'anticorps) sérologiques entre sessions de prélèvements. Nous avons considéré qu'une transition du statut séronégatif au statut séropositif selon le test NSP reflétait un événement d'infection. Sous cette hypothèse,

l'incidence sérologique NSP reflète l'incidence d'infection. Les taux de réversion NSP ont été interprétés en termes de perte des anticorps produits lors d'une infection.

**Premièrement**, les taux d'incidence et de réversion NSP varient en fonction de la saison et de la distance aux parcs nationaux (**figures 22 et 23** et **Annexe 2**). Bien que les pics de contacts buffles-vaches aient été observés en saison sèche chaude sur les 3 sites, nous observons des différences dans les patrons saisonniers d'incidence entre les deux grandes régions d'étude (**figure 22**). L'amplitude des variations saisonnières est plus importante dans la région du GL-TFCA avec un pic d'incidence en saison sèche chaude. Le pic est observé quant à lui en saison des pluies dans la région du KAZA-TFCA (**figure 22**). Nous tenterons d'expliquer cette différence plus loin dans le document. Dans les deux régions d'étude, les taux d'incidence sont plus forts près des parcs et les taux de réversion plus faibles, en opposition aux sites loin des parcs (**figure 23**).

**Deuxièmement**, nous avons exploré la relation entre les taux de contacts (i.e. buffles- vaches contacts index par saison et par vache suivi par télémétrie) et les taux d'incidence et de réversion 'NSP' observés pour ces troupeaux et ces saisons (**Figure 24** et **Annexe 2**).

Nous observons ici que le taux d'incidence NSP chez le bétail augmente significativement avec le taux de contacts avec les buffles suivis par télémétrie. Symétriquement, le taux de réversion NSP diminue significativement avec le taux de contacts avec les buffles. Ces résultats suggèrent fortement que les contacts directs et indirects avec les buffles exposent les vaches au virus aphteux. Ces mêmes patrons sont observés pour les dynamiques d'anticorps SATs (**Figure 24**)

* Peak of serological incidence	GL-TFCA	KAZA-TFCA
HOT DRY s	***	-
RAINY	-	**

Figure 22 : Seasonal variation in FMD serological incidence in the two study areas for natural infection and ‘NSP’ detection (see summary of generalized linear mixed models (GLMM) used in Annexe 2)

* serological Incidence	GL-TFCA	KAZA-TFCA	* serological Reversion	GL-TFCA	KAZA-TFCA
CLOSE NP	****	**	CLOSE NP	*	**
FAR NP	***	*	FAR NP	***	***

Figure 23 : FMD serological incidence and reversion of according to areas and distances to national parks in the two study areas for natural infection and ‘NSP’ detection (see summary of GLMM used in Annexe 2)

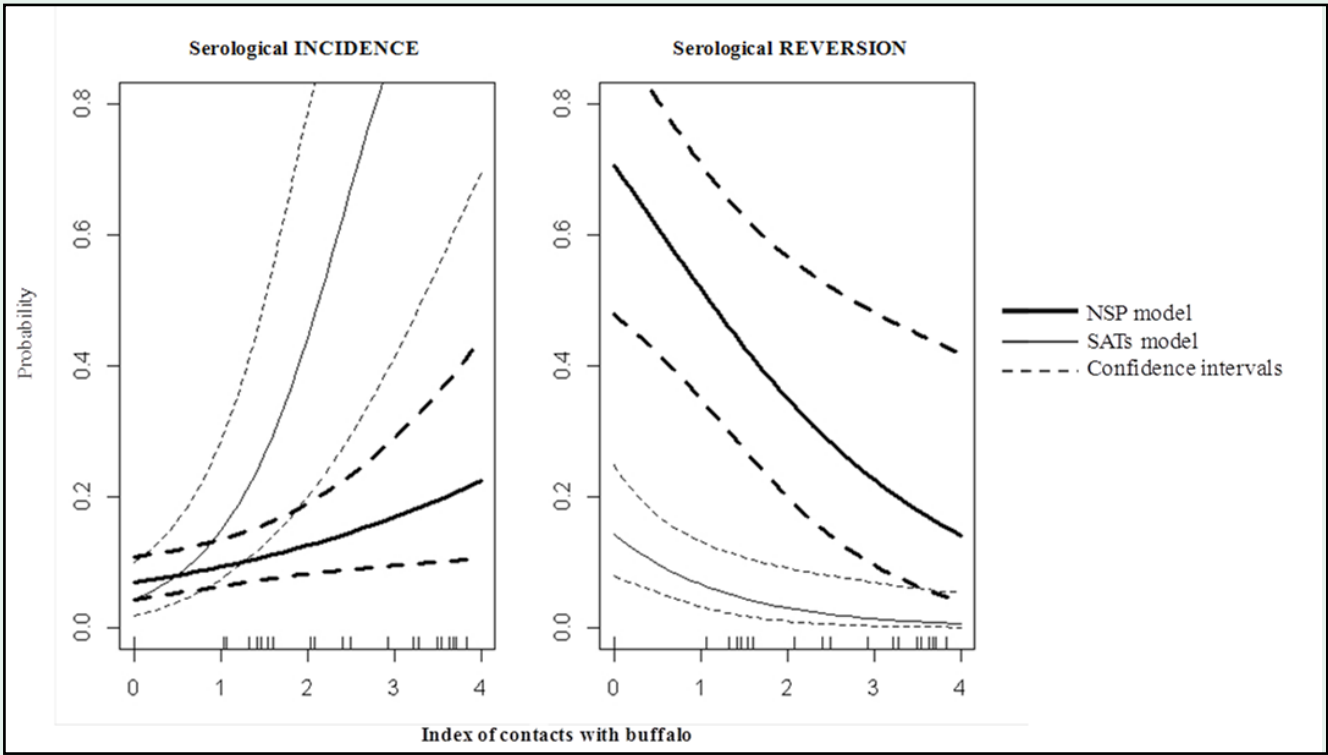


Figure 24 Relationship between NSP (infection) and SATs (infection and vaccination) incidence and reversion rates and the ‘buffalo contact index’ in sites close to national parks (Annexe 2)

*Durée de vie des anticorps : protéines structurales vs non structurales*

Il est intéressant de se pencher plus finement sur les dynamiques sérologiques NSP et SATs pour le site de Hwange où aucune vaccination ne fût organisée. Les transitions observées sont donc représentatives de la potentielle rencontre avec le virus aphteux et des défenses immunitaires misent en place chez l’hôte en réponse à ces infections.

Les taux d’incidence d’anticorps mesurés avec le test ‘NSP’ sont généralement plus faibles que ceux mesurés avec les tests ‘SATs’. Ceci est observé pour toutes les saisons (à l’exception de ‘Dete-Rainy’) bien que seuls des anticorps en réponse à une infection devraient être détectés sur ce site (Figure 25). Pour les réversions, on observe des taux plus forts lorsqu’il sont mesurés avec le test NSP que lorsqu’ils sont mesurés avec les tests SATs (Figure 26).

Ces résultats soulèvent des interrogations

quant au pouvoir immunogène des différentes protéines du virus (i.e. structurales vs non structurales). Les structures antigéniques, ou épitopes, non structurales du virus pourraient être moins immunogènes que les épitopes des protéines structurales spécifiques des souches circulantes dans une région donnée (i.e. SATs dans notre étude). Ainsi, les épitopes SATs pourraient entraîner une réaction immunitaire plus importante et à plus long terme chez les hôtes domestiques (probabilité d’incidence plus forte et réversion plus faible) que les protéines non structurales.

De plus, la bonne correspondance entre les résultats issus de 3 tests de diagnostics différents (NSP, SAT1 et SAT3), pour un même échantillon, indique que ces différents tests de diagnostics semblent performants. Plus précisément, grâce à ce site sans vaccination, nous pouvons attester que les kits ELISA NSP commerciaux, utilisés dans notre étude, détectent les souches africaines du virus (Note de page 2).

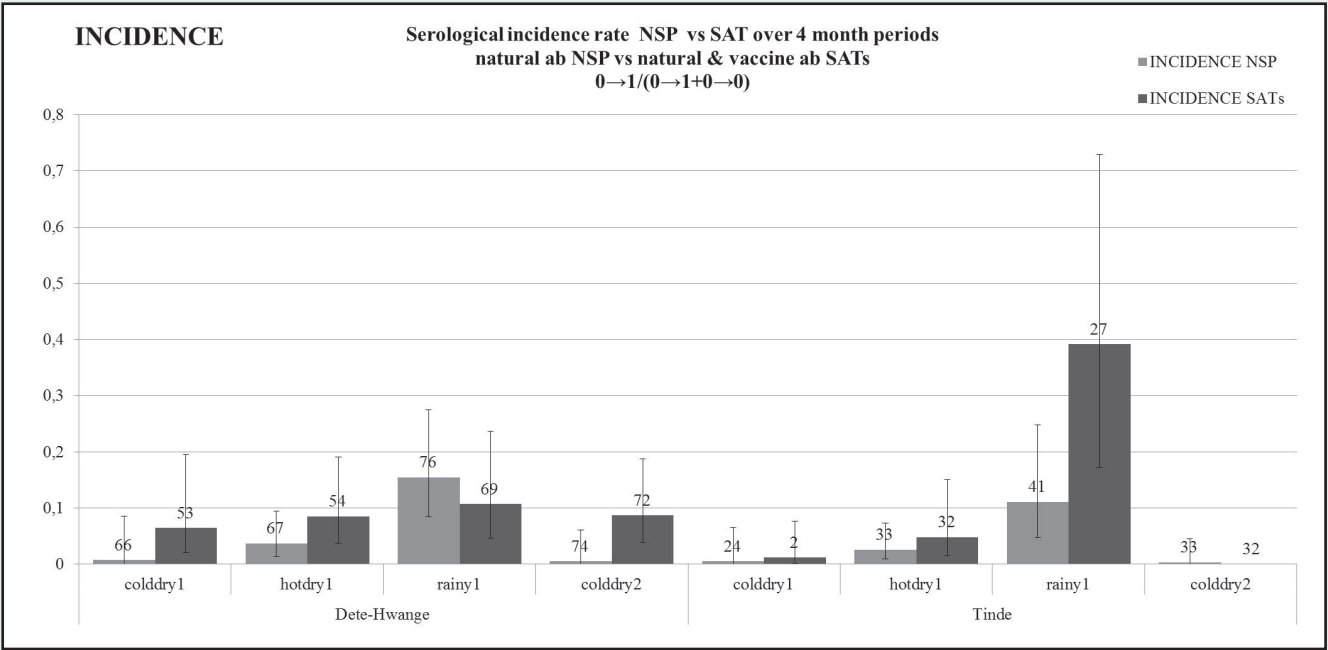
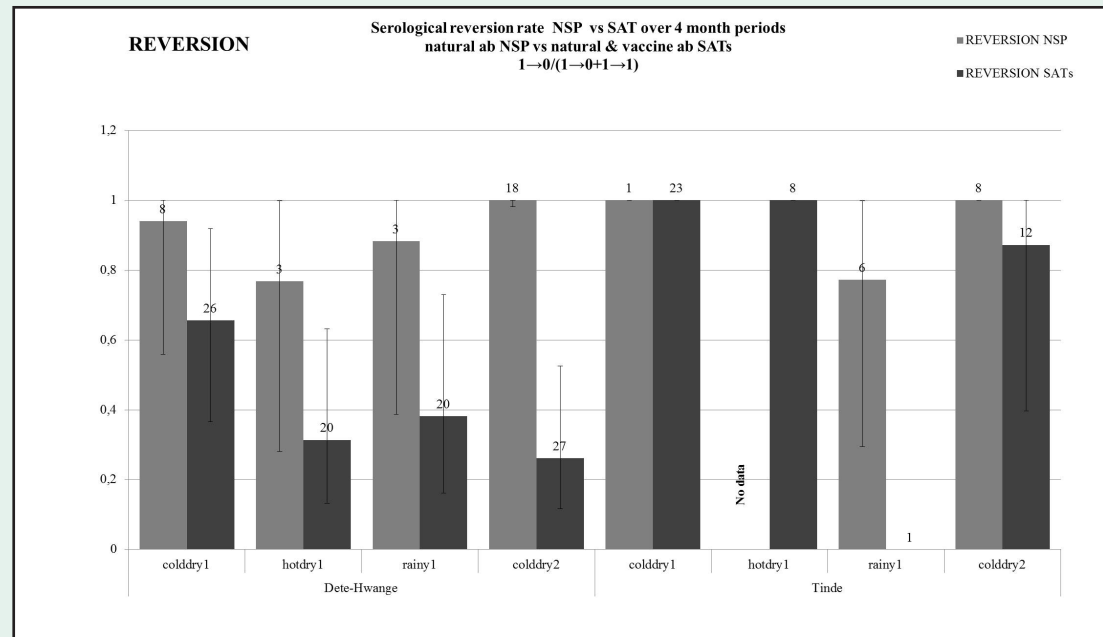


Figure 25 : FMD Incidence probabilities NSP and SATs for the two sites followed without vaccination Dete and Tinde





**Figure 26 :** FMD Reversion probabilities NSP and SATs for the two sites followed without vaccination Dete and Tinde

### Effets de la vaccination (Annexe 2)

Les protéines non structurales étant stables entre les 7 sérotypes du virus, ce test peut être utilisé pour les activités de surveillance à l'échelle mondiale. Si nous émettons l'hypothèse que les mêmes souches circulent entre espèces sauvages et domestiques, ce test de diagnostic est utilisable pour la détection du virus aphteux chez les populations sauvages. Cependant, aux vues des potentielles différences dans le pouvoir immunogène des protéines non structurales, la sensibilité des kits 'NSP' pourrait être plus faible.

Comme indiqué plus haut les campagnes de vaccination contre la fièvre aphteuse, mises en place par les services vétérinaires, ont repris au commencement de nos activités de terrain. Le hasard nous a donc donné l'occasion de comparer les dynamiques sérologiques contrastées (i.e. avec et sans vaccination).

Il est tout d'abord intéressant de constater que, pour les sites avec vaccination, les taux d'incidence SATs sont supérieurs aux taux d'incidence NSP. Les taux de réversion 'SATs' sont quant à eux

**Note de page 2 :** Les kits ELISA NSP connaissent une mauvaise presse au près des services vétérinaires et des chercheurs d'Afrique australe. Ces derniers seraient mal adaptés aux souches africaines et par conséquent la sensibilité de ces kits serait extrêmement faible. Cette représentation collective s'explique potentiellement par des résultats issus de protocoles mal adaptés. De plus, la légère différence observée, dans nos travaux, entre les dynamiques NSP et SATs, sur la longévité des anticorps plaide en leur faveur. Mais le fait que les courbes ne se superposent pas parfaitement, ne soulignerait-il pas un phénomène biologique plutôt qu'un phénomène de détection !?

inférieurs aux taux de réversion NSP (**figure 24** et **Annexe 2**). Ces résultats étaient attendus dans la mesure où les tests SATs détectent une gamme d'anticorps plus importante (i.e. anticorps infection + vaccination); que les tests NSP qui ne détectent que les anticorps produits suite à une infection.

Ce résultat laisse penser que les campagnes de vaccination sont organisées aux moments où le virus aphteux circule le plus dans les populations de vaches, ce qui témoignerait d'une stratégie de vaccination plutôt curative que prophylactique. Cependant, Les campagnes de vaccination semblent bien être mises en place dans les zones et pendant les périodes à risques.

Il convient aussi de constater que la région du GL-TFCA, où les vaccinations ont été entreprises, présente de plus forts taux de contact entre buffles et vaches et de plus fortes incidences sérologiques NSP (reflétant la circulation des virus aphteux) (**Figures 18 et 23**) que la région de KAZA-TFCA où aucune campagne de vaccination n'a été menée.

L'efficacité de la vaccination a également été évaluée à l'échelle de l'individu. L'effet suivant a été testé statistiquement : 'présence d'anticorps SATs (infection et vaccination) à un temps  $t$ , sur la probabilité d'acquérir des anticorps NSP (infection uniquement) entre le temps  $t$  et le temps  $t+1$  (i.e. NSP (+)).

Ils'avèrequelaprobabilitéd'acquérirdesanticorps en réponse à une infection entre deux sessions de prélèvements est plus faible si l'individu présentait des anticorps détectés par le test 'SATs' uniquement au début de cet intervalle de temps. La vaccination semble partiellement efficace, au moins à l'échelle individuelle. Cependant, afin de bloquer la chaîne de transmission virale à partir du réservoir sauvage, l'effort vaccinal devrait être amélioré (couverture vaccinale variant de 30 à

50% sur nos sites- **Annexe 2**). Cette optimisation pourrait limiter la diffusion du virus dans la population domestique.

### Infection indirecte : survie des virus aphteux dans l'environnement Annexe 3

Intéressons-nous désormais au décalage observé et surprenant dans la zone de KAZA-TFCA entre le pic d'interactions buffles-vaches (i.e. saison sèche chaude) (**figure 18**) et le pic d'incidence de la fièvre aphteuse (i.e. saison des pluies) (**figure 22**). Les faibles taux de contacts en saison sèche (les plus faibles de notre étude) ne semblent pas être suffisants pour entraîner une diffusion importante du virus dans la population domestique à cette période. Un autre événement, que les contacts 'directs' ou différés de 15 jours avec la population réservoir, semble induire une augmentation des taux d'anticorps en saison des pluies. Nous nous sommes donc penchés sur le taux d'incursion des vaches dans les zones où les buffles se déplacent. Nous émettions l'hypothèse que des virus aphteux pourraient être déposés dans l'environnement via les fientes des animaux sauvages. Comme illustré dans les **figures** ci-dessus (**Fig. 17 et 19**), les contacts à l'interface Hwange-Dete se produisent dans le parc. Nous observons sur ce site des incursions relativement fréquentes des vaches dans le parc alors que des excursions hors du parc sont très peu enregistrées pour les buffles (**figure 27**). Plus précisément, les vaches ont passé entre 2 et 18% de leur temps dans le parc sur ce site, avec un net pic pendant la saison des pluies (**figure 28**). Nous reviendrons plus tard, sur les causes des variations saisonnières dans les fréquences d'incursion des vaches dans l'aire protégée. Nous reviendrons également sur les déterminants potentiels des excursions de buffles hors des aires de conservation (**Section 2**).

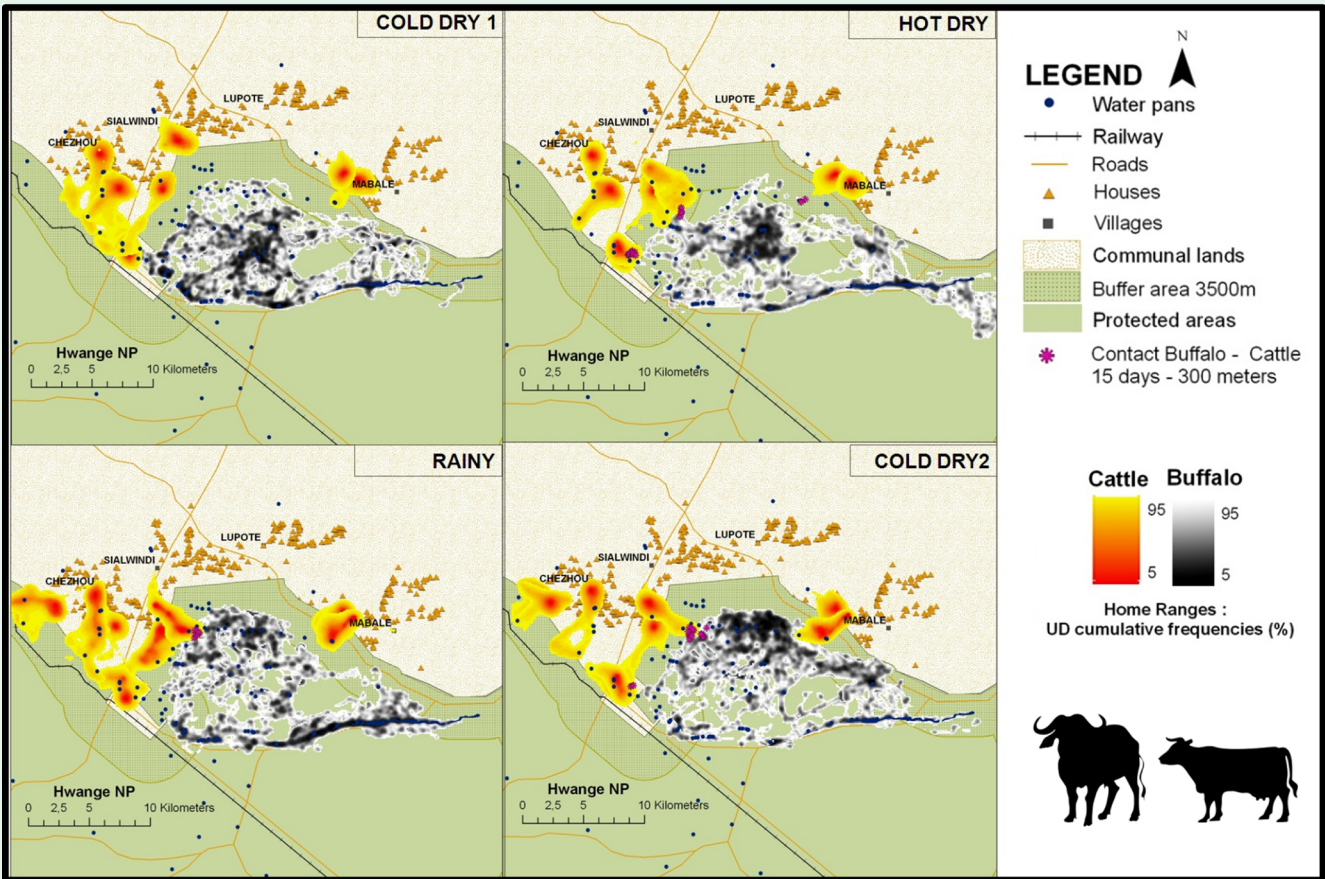


Figure 27 : Cattle and buffalo homes ranges and contacts according to seasons in Dete - Hwange interface

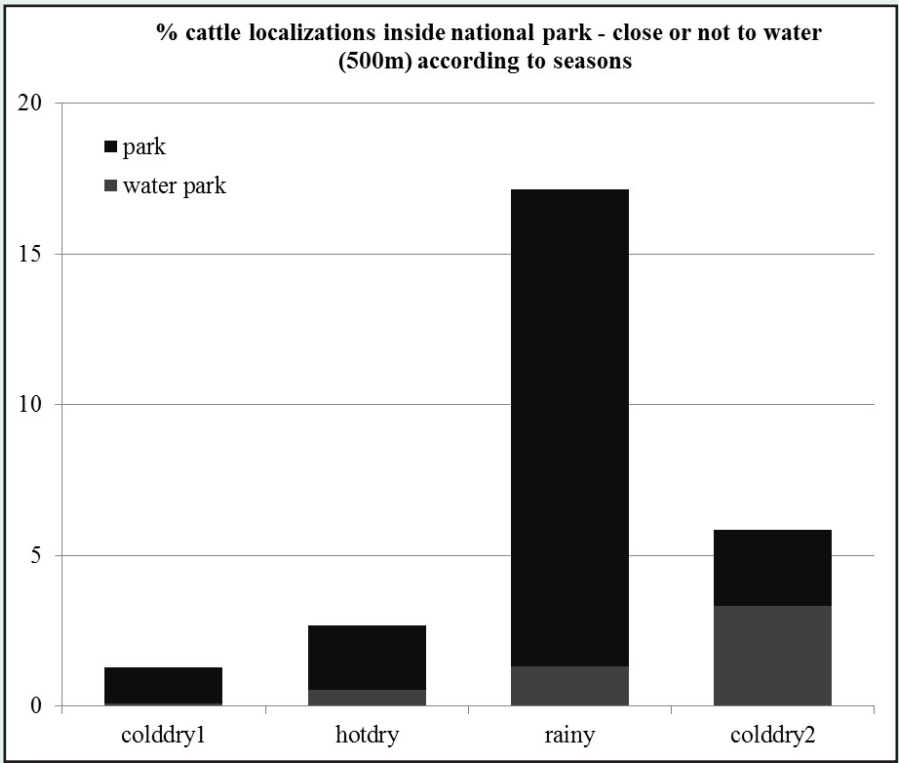


Figure 28 : Incursion proportions of cattle inside Hwange National Park depending on season and the distance to water access

Ici, nous avons exploré statistiquement pour le site de Dete (site de la région de KAZA-TFCA proche du parc), la relation entre fréquences d'incursion du bétail et taux d'incidence NSP. Plus précisément, il s'agissait du taux d'incursion dans l'aire protégée, mesurée pour chaque troupeau suivi par télémétrie à chaque saison, et du taux d'acquisition d'anticorps naturels entre deux campagnes de prélèvements. La relation est nettement significativement et positive (figure 29). Ce résultat pourrait avoir des implications importantes dans l'épidémiologie du virus aphteux en Afrique australe. En effet, là aussi, la transmission indirecte du virus via l'environnement, dans ces écosystèmes de savane aride, suscite un certain scepticisme auprès de la communauté de spécialistes régionaux (Annexe 1). Le consensus admis indique que le climat semi-aride ne permettrait ni une survie du

virus dans l'environnement, ni une transmission par aérosol observée dans d'autres régions du monde (Sorensen et al. 2000, Cottam et al. 2008). Or, nos résultats suggèrent que la saison des pluies où le sol est humide et chaud semble être une période favorable à la survie du virus (Lefèvre et al. 2010, Charbonnier and Launois 2011). Ces résultats indiquent, en effet, que la fréquentation par le bétail de zones utilisées par les populations sauvages conditionne les taux d'infection dans la population domestique. Il est cependant important de préciser qu'aucun foyer ne fût détecté dans cette zone pendant notre étude. Nous rappelons le caractère potentiellement asymptomatique de la maladie dans certaines régions du pays. Ces résultats sont à explorer plus intensément dans les années à venir puisque les répercussions de ce type de conclusions sont grandes pour

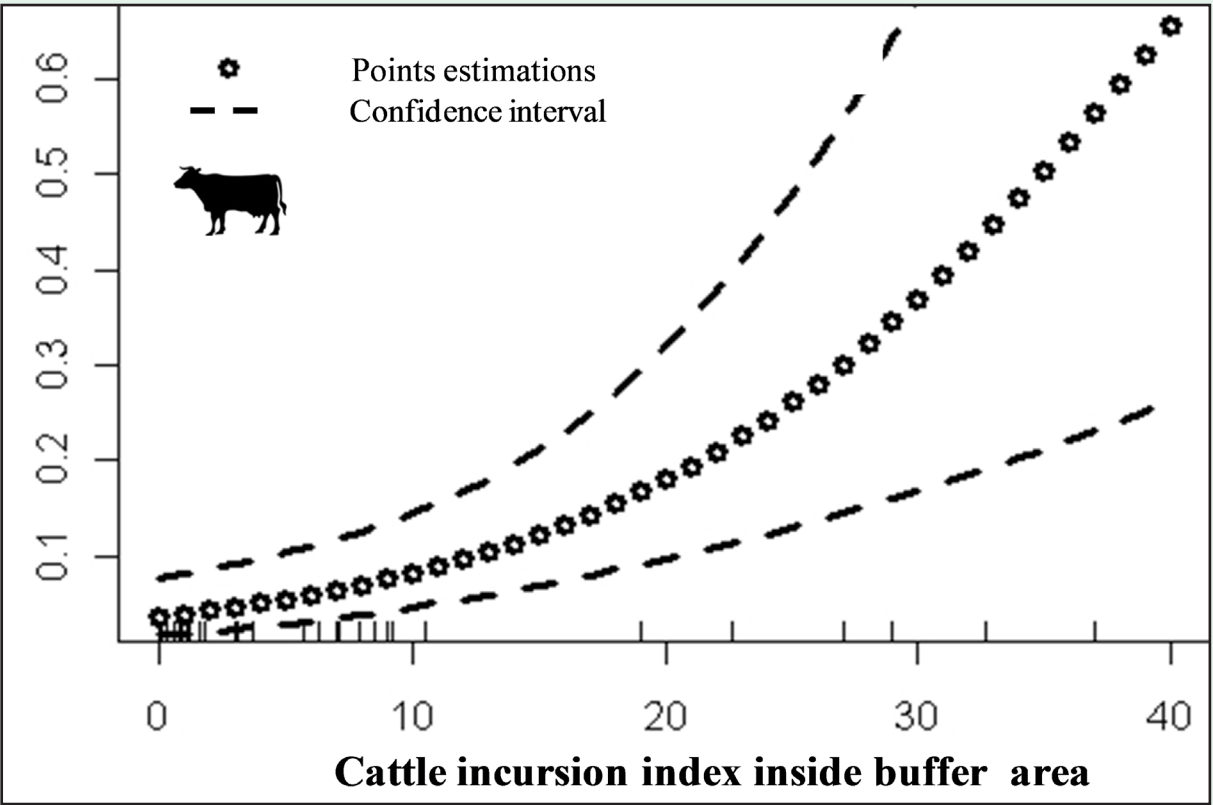


Figure 29 : Probability of foot and mouth disease infection for cattle living at the Hwange – Dete interface according to cattle incursion inside the protected area. Slope of relationship differs significantly from 0 (p value < 0.001\*\*\*)



les stratégies de surveillance et de contrôle de la maladie. Ces éléments sont naturellement discutés plus loin dans le document.

Notons que sur le site de Dete-Hwange, la saison à laquelle les taux de contacts entre les buffles et les vaches sont les plus forts ne correspond pas à la saison à laquelle les fréquences d’incursion des vaches dans l’espace protégée sont les plus fortes (i.e. saison des pluies). Cette apparente contradiction pourrait s’expliquer par l’importante attractivité, pour les ongulés sauvages et domestiques, de quelques points d’eau non asséchés en saison sèche chaude. Du fait de cette forte attractivité, de rares incursions de vaches dans l’espace protégé pourraient suffire à générer des contacts potentiellement infectieux avec les buffles en saison sèche et chaude. A contrario, les ongulés sauvages et domestiques étant probablement plus dispersés dans le paysage en saison des pluies, les incursions, pourtant plus fréquentes des vaches dans les espaces protégés en saison des pluies, ne génèrent pas plus de contacts qu’en saison sèche et chaude (figure 17). Notons également qu’une approche ‘ressources’ pour expliquer le déplacement des hôtes est détaillée dans la section suivante.

Pour aller plus loin...

Avant de débiter la section suivante, qui se penche plus sur l’écologie des espèces hôtes et sur la distribution des ressources dans le paysage pour expliquer les contacts interspécifiques, il est important de pointer les limites de notre étude. Deux points sont particulièrement critiquables.

La première critique porte sur les analyses sérologiques. Les tests ELISA, pour détecter les anticorps dirigés contre les antigènes SAT2,

n’ayant pas fonctionné, notre capacité à décrire la dynamique saisonnière du virus aphteux sur nos sites est altérée. En effet, , aux dires des recommandations de la FAO et de l’OIE à l’issu de la conférence sur la fièvre aphteuse de juin dernier à Bangkok, ce sérotype connaîtrait une propagation importante sur le continent Africain (ex. apparition du sérotype en Égypte et en Libye) (FAO/OIE). Des aliquotes sont encore stockés dans les congélateurs des services vétérinaires du Zimbabwe. Il serait par conséquent intéressant de les re-tester une fois la phase de calibrage perfectionnée.

La deuxième critique porte sur les analyses sérologiques également mais en miroir aux analyses virologiques. A la suite de toutes ces étapes d’analyses biologiques et statistiques, nous pouvons conclure sur des corrélations (i.e. taux d’incidence et de réversion des anticorps vs taux de contacts) mais nous ne pouvons pas certifier que ces corrélations témoignent d’une circulation virale entre ces deux espèces sympatriques (ex. problèmes de sensibilité et spécificité des tests sérologiques, circulation du virus uniquement dans la population domestique). Nous restons cependant convaincus que la détection d’anticorps entre deux sessions de prélèvement reste un très bon proxy. Cependant, si nous avions pu isoler simultanément les souches des virus circulants chez le bétail et le buffle, nous aurions pu décrire avec plus de certitude et de précision la diffusion (ou ‘spillover’) du pathogène entre ces deux espèces. La génétique nous informerait alors sur les relation phylogénétiques des virus isolés dans les populations sauvages et domestiques. Cependant, l’isolement viral est un évènement rare en condition naturelle en Afrique australe aux vus de difficultés logistiques liées aux

conditions de terrain. De plus, le fait que les individus domestiques ne présentent que très peu de symptômes rend rend la tâche encore plus délicate. Enfin, le coût des analyses moléculaires associé à l’incertitude de résultats atténuent, au jour d’aujourd’hui, le net avantage que pourrait apporter de tels protocoles en complément à la sérologie qui reste une méthode de diagnostic peu onéreuse et facile d’application *in situ*.

SUM UP SECTION 1

- Peaks of contacts between cattle and buffalo during the hot dry season for the three sites studied
- The serological incidence of FMD depends on the season and the distance to the wild population
- The serological incidence of FMD increases with the increase of the buffalo contact index
- The serological reversion of FMD increases with the decrease of the buffalo contact index
- NSP antibodies could have a shorter lifespan and be less produced by the immunity domestic host system compared to SATs antibodies during infection
- Structural proteins from SATs serotypes could be more immunogenic compared to non structural proteins NSP
- The vaccination effort decreases the probability to be infected at the individual scale but do not stop the chain of potential virus diffusion at the population level
- The virus seems to survive in the semi –arid environment like savanna ecosystem
- Contact with ‘wild lands’ potentially ‘infected’ induced infection in sensitive populations.

## SECTION 2

*S'EVITER OU SE RENCONTRER ?*



## S'ÉVITER OU SE RENCONTRER?

Comme l'indiquent les résultats de la **section 1**, des variations existent entre nos sites d'étude sur l'utilisation de l'espace par les hôtes sauvages et domestiques (**Figure 17 et 19**). Des sites qui semblaient identiques sur le papier, sans barrières entre les espaces communaux et sauvages, semblent pourtant présenter des différences plus fines. Ces distinctions doivent être identifiées pour expliquer les différences d'incursions vers un espace non réservé. Incursions - excursions qui semblent naturellement être des modulateurs des contacts. Naïvement, nous pensions que seuls les espaces protégés pouvaient être attractifs pour les herbivores. Nous nous sommes cependant retrouvés face à une complexité de comportements (humain et animal) qui conditionne les interactions sauvages/domestiques et étoffe le questionnement autour de la coexistence multi-spécifiques à l'interface. Pour répondre à la question ; 's'éviter ou se rencontrer' (entre espèces), certains éléments théoriques de l'écologie sont importants pour comprendre les mécanismes liés à la sélection d'un habitat ou à l'évitement d'un autre. Les concepts de compromis, de valeur sélective et d'optimisation doivent être intégrés pour décrypter le choix d'un individu en terme de sélection de l'habitat ([Macarthur and Pianka 1966](#)). En effet, la sélection naturelle a forgé les comportements des individus afin d'utiliser l'habitat de manière optimale pour maximiser leurs valeurs sélectives via la survie et le succès reproducteur. Cette optimisation nécessite de réaliser le meilleur compromis possible entre les bénéfices (i.e. accès aux ressources) et les coûts (i.e. compétition, prédation, parasitisme) associés à l'utilisation de différents espaces.

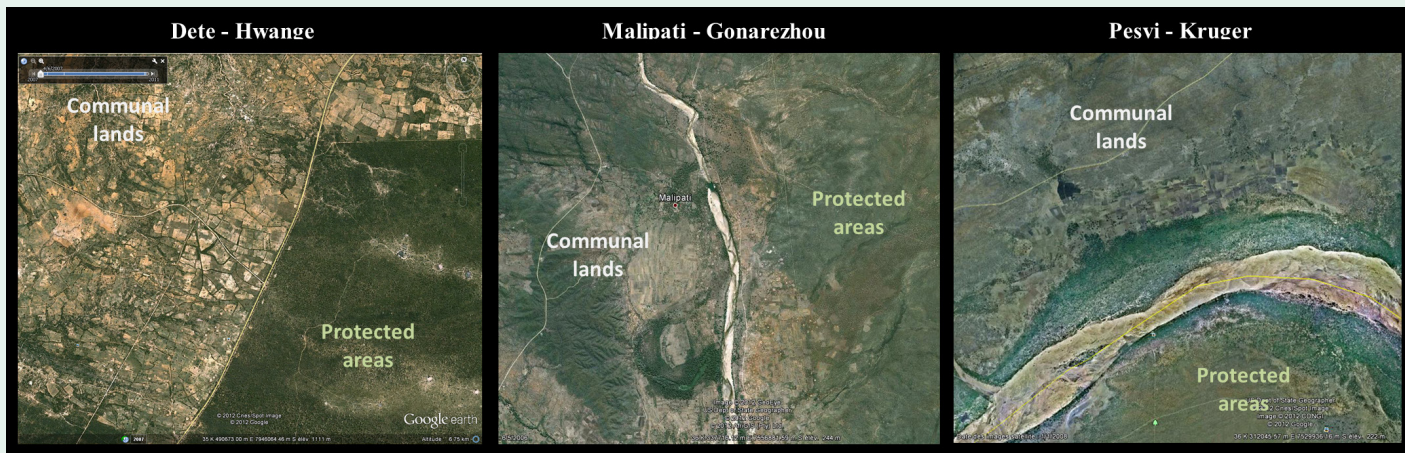
**N**ous allons dans cette section, explorer une palette de résultats illustrant la sélection de l'espace (protégé vs communal dans notre cas) en fonction des saisons, de l'espèce d'étude et - faits rarement abordés en écologie - des autres espèces présentes dans l'environnement.

### SE RENCONTRER : Les incursions domestiques vers le sauvage et vice versa

#### *Distribution des ressources entre nos sites*

#### La végétation

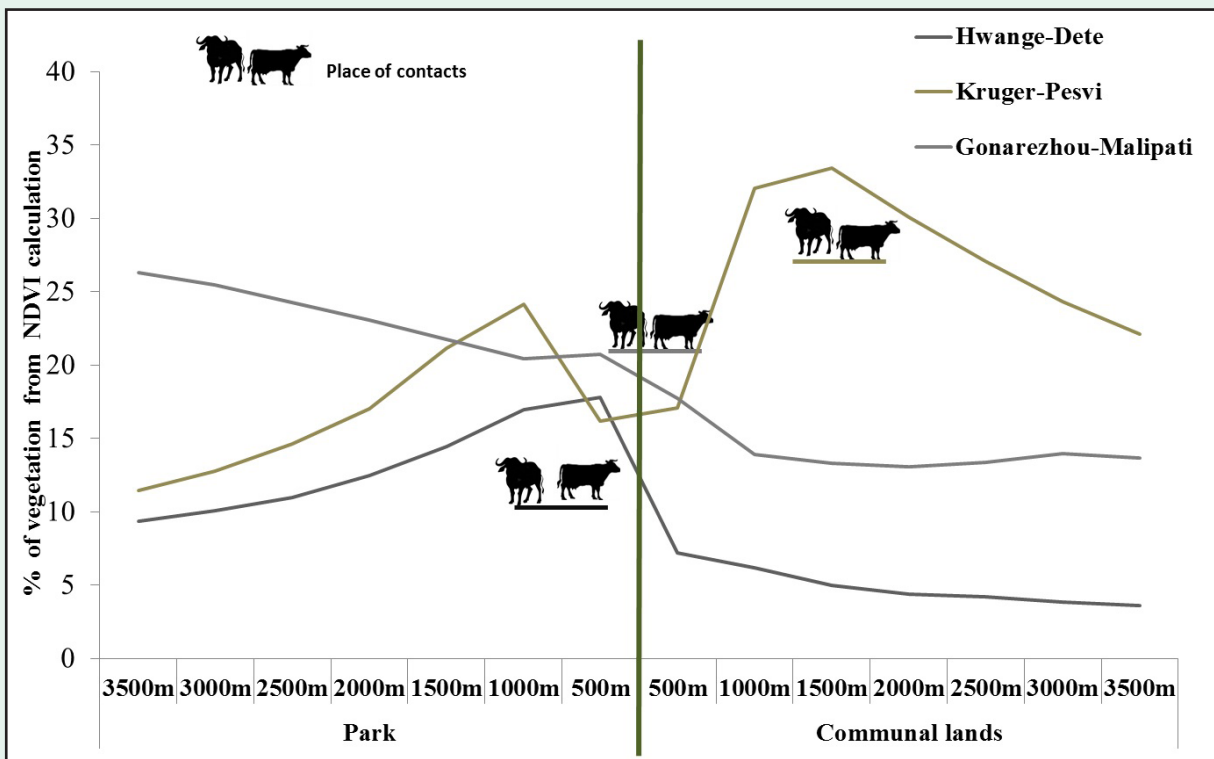
A titre illustratif, la **figure 30** apporte des éléments de description de la distribution des ressources sur nos sites d'études. Nous n'observons pas de nettes transitions d'habitat à la frontière entre zone de conservation et zone communale (principalement pour deux de nos sites Malipati-Gonarezhou et Pesvi-Kruger). Cependant, la valeur administrative de ces frontières est bien réelle puisque les incursions du bétail dans les zones protégées sont formellement interdites dans tout le pays. La pression anthropique semble supérieure aux abords du parc national de Hwange, en comparaison aux autres interfaces qui apparaissent beaucoup plus sauvages. Ces observations qualitatives sont étayées par une estimation de la densité de végétation de chaque côté de la frontière, pour les 3 interfaces, à l'aide d'images satellites et du calcul du NDVI (Normalized Difference Vegetation Index). Il est utilisé pour discriminer la végétation dense (forêts riveraines, forêts et buissons de savane), des sols nus. Ces estimations ont été établies à



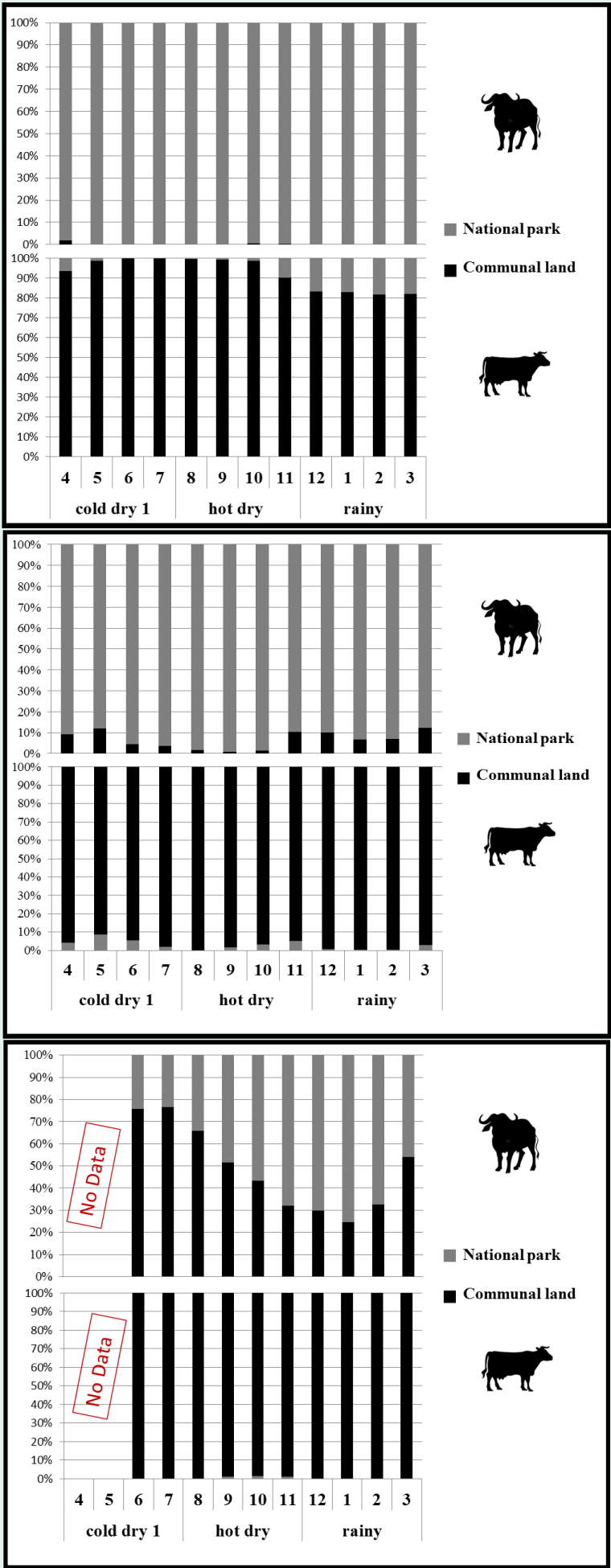
**Figure 30 :** Google earth pictures from our study sites: An illustration of an anthropogenic gradient at the interface. Human settlements pressure in Dete-Hwange > Malipati-Gonarezhou > Pesvi-Kruger.

l'aide d'images satellites (Gonarezhou area: SPOT-4 2009/07/10; Pesvi area: SPOT-5 2011/04/30; Hwange area: Landsat-7 2012/04/29). Bien que le NDVI ne permette pas de singulariser les étendues de prairies d'herbacées, cet indice permet de décrire grossièrement la distribution de la végétation disponible dans les zones

communales versus zones protégées. Comme l'indique la **figure 31**, le couvert végétal à l'extérieur du parc de Hwange est relativement pauvre avec en moyenne moins de 5% de végétation sur les 3500 premiers mètres après la frontière du parc en comparaison aux 13% observés à l'intérieur du parc.



**Figure 31 :** NDVI estimations in communal lands and protected areas of the 3 sites studied. The cattle and buffalo pictogram illustrates the localizations of the contacts between the two species (see Section 1 and Annexe 2).



**Figure 32 :** Cattle and buffalo land utilizations in the 3 study sites Percentage of GPS localizations recorded on each compartment (national park and communal land)

A. DETE-HWANGE

B. MALIPATI - GONAREZHOU

C. PESVI - KRUGER

Le parc national de Hwange semble bien jouer le rôle d'attracteur puisque c'est sur ce site que le taux d'incursion des vaches à l'intérieur du parc était le plus fort avec une moyenne autour de 6.9% (**figure 32. A**). Les contacts 'vaches – buffles' ont par ailleurs été enregistrés à l'intérieur du parc (**figures 19 et 27**).

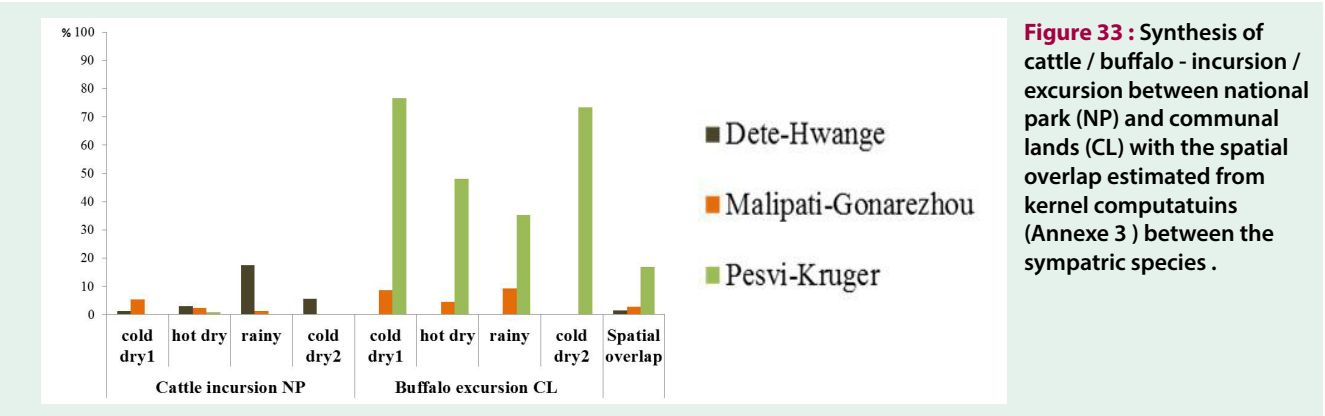
Pour l'interface Malipati-Gonarezhou, le taux d'incursion des vaches était de 3% (**figure 32. B**). L'indice de végétation varie peu à la frontière entre les deux compartiments d'études (14.1% zone communale vs 23% zone protégée (**figure 31**) et les contacts sont enregistrés à la frontière. Finalement pour le site du Pesvi Kruger, les incursions dans le parc de vaches sont quasi inexistantes avec près de 0.2%. Par contre l'index de végétation est nettement supérieur dans la zone communale, là où sont enregistrés les contacts (23.5% zones communales vs 16.7% zone protégée) (**figure 19 et 32. C**).

Les taux d'excursion des buffles hors de leur zone de protection semblent confirmer les patrons d'attractivité suggérés par le comportement des vaches et les indices NDVI. En effet, le taux d'excursion a été estimé à 0.05% pour le site de Dete-Hwange et à 7.46 % pour Malipati-Gonarezhou où les zones communales semblent peu attractives (**Figure 32. A -B**). En revanche pour le site Pesvi-Kruger, le taux d'excursion a été estimé à 58%, là où la zone communale apparaissait plus attractive que la zone protégée

(**Figure 32. C**). Ces deux espèces sympatriques semblent par conséquent avoir des besoins alimentaires et hydriques similaires. Les taux d'excursion hors des territoires dédiés suivent pour les deux espèces le contraste des ressources disponibles dans les espaces sauvages et ruraux. Finalement, le pourcentage du recouvrement spatial entre les deux espèces a été calculé à partir des fréquences d'utilisations estimées par la méthode du kernel ([Fieberg and Kochanny 2005](#), [Benhamou and Cornelis 2010](#)). Un net écart est observé entre Pesvi-Kruger vs Malipati-Gonarezhou et Dete-Hwange avec respectivement 16.9%, 2.8% et 1.14% d'espaces partagés.

Une interprétation possible de ce résultat est la suivante : Lorsque les espaces les plus attractifs se situent dans les zones dédiées à protection de la faune sauvage, l'espace partagé est plus faible du fait de l'interdiction faite aux éleveurs d'utiliser ces zones. A contrario, lorsque les espaces les plus attractifs se situent dans les zones communales, les buffles qui sont libres de leurs mouvements utilisent fréquemment ces espaces. Ces excursions, qui génèrent un fort recouvrement, sont possibles si les contraintes pour l'espèce sauvage sont faibles.

L'ensemble de ces résultats sont synthétisés dans la **figure 33**, où nous pouvons schématiquement observer une forte variabilité dans l'utilisation de l'espace en fonction de l'espèce et du site d'étude.





L'eau

Comme indiqué dans la présentation des sites d'étude, la disponibilité en eau varie fortement entre les sites (figure 34). Hwange dispose d'un réseau de points d'eau (pompés ou non) à l'extérieur et à l'intérieur du parc. Les densités sont supérieures dans le parc avec 0.25 points d'eau /km<sup>2</sup> contre 0.11 à l'extérieur du parc, dans la zone communale. Sur les sites de Malipati-Gonarezhou et Pesvi-Kruger, quelques points d'eau sont pompés à l'intérieur et à la périphérie des parcs mais les plus grandes quantités d'eau disponibles pour les hommes, les animaux domestiques et sauvages, se trouvent sous forme de cours d'eau. Ces sont la rivière Mwenezi pour Malipati-Gonarezhou et le fleuve Limpopo pour Pesvi-Kruger qui marquent les frontières entre zones dédiées à la protection de la faune et zones communales.

Domaines vitaux des troupeaux

Dans le paragraphe précédent, nous avons mis en évidence une grande variété dans les stratégies de déplacement des herbivores. Ces stratégies



varient en fonction des zones d'interfaces étudiées malgré la similarité dans la perméabilité des frontières entre compartiments sauvages et domestiques.

Nous nous penchons ici plus finement sur la taille des domaines vitaux des individus suivis par télémétrie. Nous considérons qu'ils sont représentatifs des domaines vitaux des troupeaux auxquels ces individus appartiennent (voir. annexe 2 et annexe 3 pour recouvrements intraspécifiques). Comme l'illustre la table 5, la taille des domaines vitaux du bétail est peu variable entre les sites. Elle est en moyenne de 11km<sup>2</sup>. Pour les buffles, on observe en revanche

mean all collars Home Ranges areas (km <sup>2</sup> )	Pesvi / Kruger NP	Malipati / Gonarezhou NP	Dete / Hwange
Cattle	9.2	13.8	10.2
Buffalo	31.4	115.7	160.8

Table 5 Mean of home ranges sizes in km<sup>2</sup> between April 2010 and September 2011 over individuals tracked by telemetry for Buffalo and Cattle in the three study sites

d'importantes variations entre sites. Les tailles des domaines vitaux sont plus faibles sur le site du Kruger (moyenne aux alentours de 30km<sup>2</sup>) que sur les sites de Hwange (i.e. 160 km<sup>2</sup>) ou du Gonarezhou (i.e. 115 km<sup>2</sup>). Ces variations s'accompagnent de variations dans la taille des troupeaux qui sont de manière générale plus petits sur Pesvi-Kruger (Table 2).

La littérature contient des observations empiriques en faveur de relations positives entre richesse des habitats, tailles des troupeaux et aires de distributions (Korte 2008, Winnie et al. 2008) mais également des arguments soutenant que ces relations sont négatives (Prins 1996). Selon cette dernière hypothèse, les habitats pauvres obligent les troupeaux à exploiter de grandes surfaces afin de subvenir aux besoins nutritionnels. A l'inverse les habitats riches contiennent toutes les ressources nécessaires sur de plus petites surfaces.

Ces dernières relations de cause à effet semblent mieux correspondre aux tendances observées à nos interfaces. La distribution de l'eau éparse sous forme de points d'eau à Hwange semble contraindre les buffles à se déplacer sur de longues distances pour s'abreuver. De plus le sol de cette région qualifié de sable du Kalahari est pauvre en nutriments. Sol pauvre qui s'oppose au sol riche de l'interface de Pesvi-Kruger où l'habitat est caractérisé par une ripisylve le long des cours d'eau riverains. Ainsi l'eau et la qualité

des sols pourraient être des éléments les plus structurants de la taille des troupeaux et de leur répartition dans l'espace.

Les buffles ne sont jamais observés très loin de l'eau. Des sessions de boisson chez ces méga-herbivores sont enregistrées au moins tous les deux jours. Le choix des zones alimentaires est largement gouverné par la distribution de l'eau dans le paysage (Prins 1996). Les bovins domestiques ont symétriquement aux bovins sauvages des besoins en eau journaliers. Ils visitent même plusieurs fois par jour les points d'eau en saison sèche (Zengeya F. 2011). Cette caractéristique biologique commune, dans un écosystème de savane aride, favorise naturellement les interactions entre espèces sauvages et domestiques .

Il est supposé également que la prédation influence positivement les aires de distribution des troupeaux de proie (Proffitt et al. 2010). Les différences observées entre Hwange et Pesvi-Kruger pourraient donc également s'expliquer en partie par les différences de pression de prédation sur ces deux zones (i.e.pression de prédation plus forte à Hwange qu'à Pesvi-Kruger).

Les résultats que nous venons de rapporter suggèrent que les différences d'utilisation de l'espace par les bovidés sauvages et domestiques, entre nos sites d'étude, sont liées à la distribution des ressources dans le paysage. Ainsi ces résultats sont des bases de réflexions importantes aux exigences d'aménagement du territoire à ces

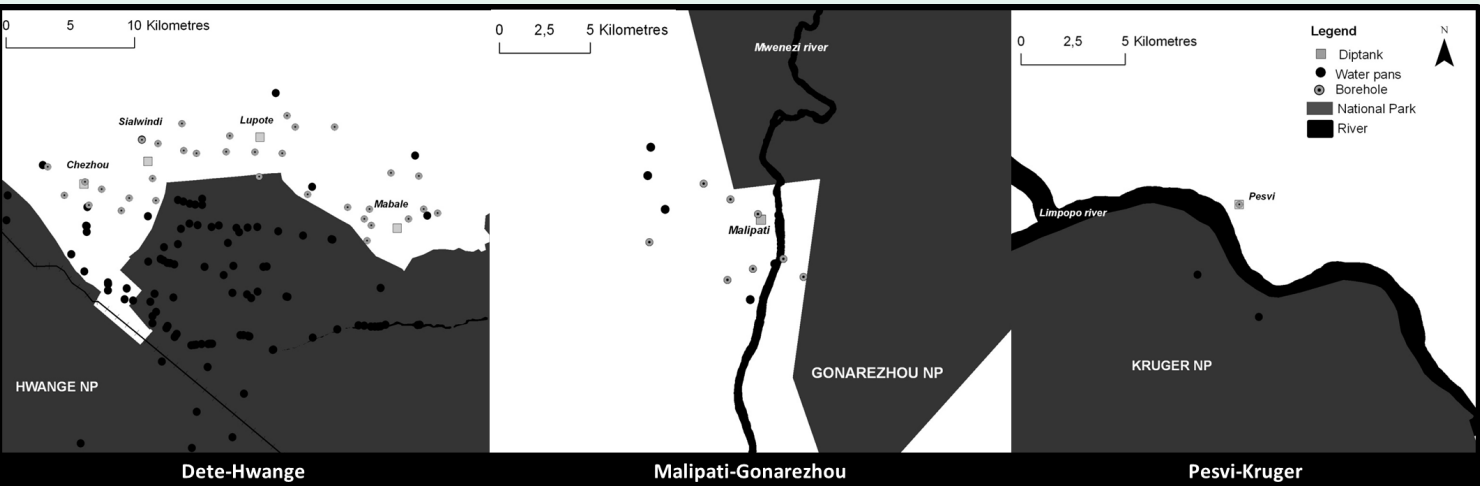


Figure 34 : Water distribution in the form of water pans, boreholes and rivers in communal lands and national parks of the study sites

interfaces. Nous discuterons plus loin des options réfléchies pour réorganiser l'espace, améliorer la coexistence multi-spécifiques et diminuer le risque infectieux

### S'ÉVITER : Les perceptions des risques par les éleveurs

*Perception du risque infectieux incarné par la faune sauvage (Annexe 4)*

**A** la suite de nombreuses analyses où l'animal et l'habitat furent au centre de nos réflexions, il nous a paru important de se pencher plus particulièrement sur un des acteurs clés de cette interface: l'homme. Ces risques infectieux sont-ils perçus par les éleveurs ? Le protocole de 'disease-free listing' nous apporte quelques éléments de réponses.

**Premièrement**, les connaissances générales des maladies du bétail varient fortement entre les unités de gestions des services vétérinaires mais sont généralement assez bonnes. La fièvre aphteuse est unanimement citée comme maladie la plus importante pour l'élevage du bétail. Cela peut paraître étonnant si l'on considère que dans ces régions les infections entraînent de très faibles symptômes et que les taux de mortalité sont quasiment nuls. Cependant, le zonage du pays en fonction du risque d'infection réalisé jusqu'aux années 2000 et les mesures de contrôles mises en place (i.e. vaccination, surveillance) ont forcément sensibilisé les éleveurs à cette maladie. Cette perception ne semble pas changer en fonction de la distance qui sépare l'éleveur d'un parc national. Elle est homogène sur l'ensemble du pays (i.e. pour les zones étudiées) malgré de fortes différences culturelles et linguistiques.

Plus généralement, les éleveurs associent rarement l'occurrence d'une maladie à la proximité du bétail avec des populations animales sauvages. Malgré cela, le buffle est fréquemment cité comme espèce la plus vectrice de maladie pour le bétail.

**Deuxième point**, les éleveurs ne semblent pas considérer que la création des parcs transfrontaliers, entraînant une augmentation potentielle des mouvements d'animaux sauvages, augmente les risques sanitaires pour le bétail.

**Dernier point** important à souligner des résultats de cette enquête concerne les risques zoonotiques liés à l'élevage de subsistance aux abords des frontières de conservation. Le questionnaire n'était pas orienté pour sonder cette perception, il est par conséquent impossible de conclure sur cette perception. Cependant, nous pouvons noter qu'après 254 questionnaires, pas une seule fois le terme ou le concept de « zoonose » ne fut abordé.

Les résultats de l'**étude exploratoire** montrent néanmoins que les risques zoonotiques ne sont pas à exclure de ces régions du monde, avec des prévalences non nulles pour des maladies telles que la brucellose, la fièvre de la vallée du rift ou la tuberculose. L'auteur souligne dans l'article (**Annexe 4**) le contraste entre le déploiement de structures vétérinaires à tous les niveaux administratifs du pays et l'insuffisance des services de santé. Ces lacunes des services de santé publique sont d'autant plus problématiques que les populations humaines vivant à la périphérie des zones de protection de la faune sont particulièrement démunies et fortement touchées par le SIDA. Ces populations immunodéprimées sont par conséquent sensibles à tous risques infectieux. Ainsi, plus de 75% des individus ayant contracté la tuberculose

au Zimbabwe ont été testés positifs au virus du SIDA (OMS, 2011). Dans ce contexte combinant élevage extensif et précarité dans des zones où la faune sauvage est fortement présente le concept 'One world-One Health : Un monde – Une santé' est particulièrement pertinent. Nous y reviendrons plus loin dans le document (Zinsstag, 2010).



*La perception du risque de prédation ? (Annexe 3)*

**A**près avoir sondé les éleveurs sur leurs rapports aux risques infectieux pour le bétail, nous nous interrogeons à présent sur les risques de prédation naturelle et leurs conséquences sur les risques sanitaires. Comme indiqué dans la mise en place de la problématique, nous souhaitons tester une hypothèse quelque peu originale et peu documentée dans la littérature. Les prédateurs supérieurs limitent-ils l'accès des populations domestiques aux ressources naturelles en générant par leur présence un 'paysage de la peur'?

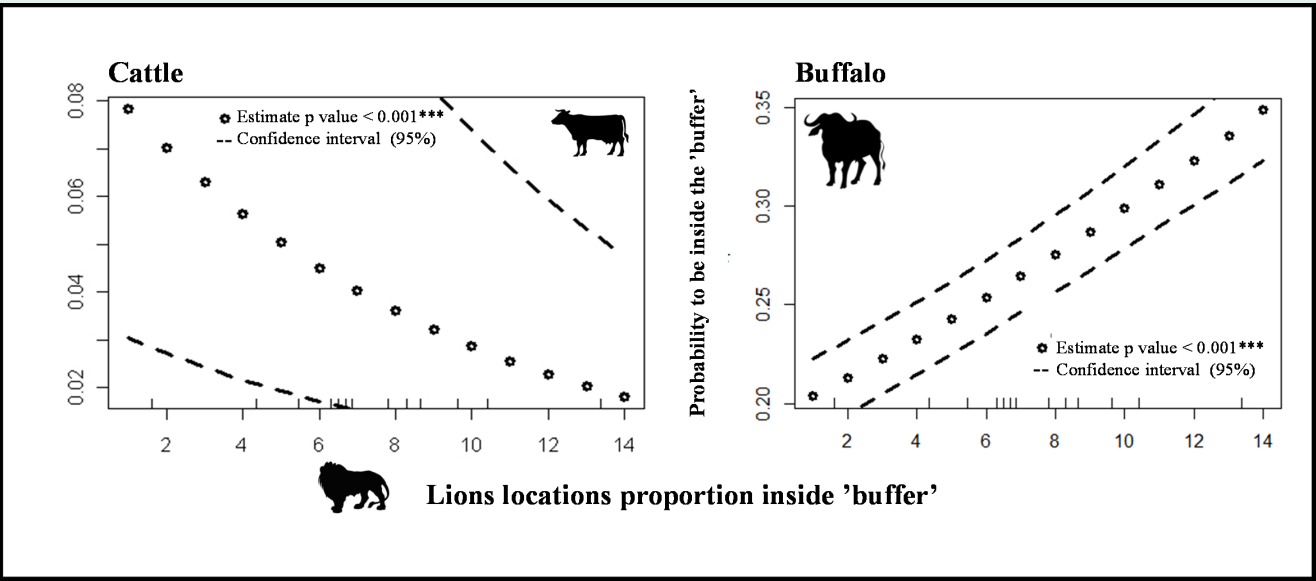
Si tel était le cas, la présence de grands prédateurs

pourrait limiter les incursions du bétail dans les espaces utilisés par la faune sauvage, notamment les buffles, ce qui permettrait de réduire les risques de transmission au bétail de maladies telles que la fièvre aphteuse. A cet égard, le cas de l'interface Dete-Hwange où les taux de contacts entre buffles et vaches sont les plus faibles, où la pression de prédation est la plus forte et où le lien entre fréquence d'incursion dans les espaces protégés et probabilité d'infection a été mis en évidence (**section 1**), semble intéressant à considérer.

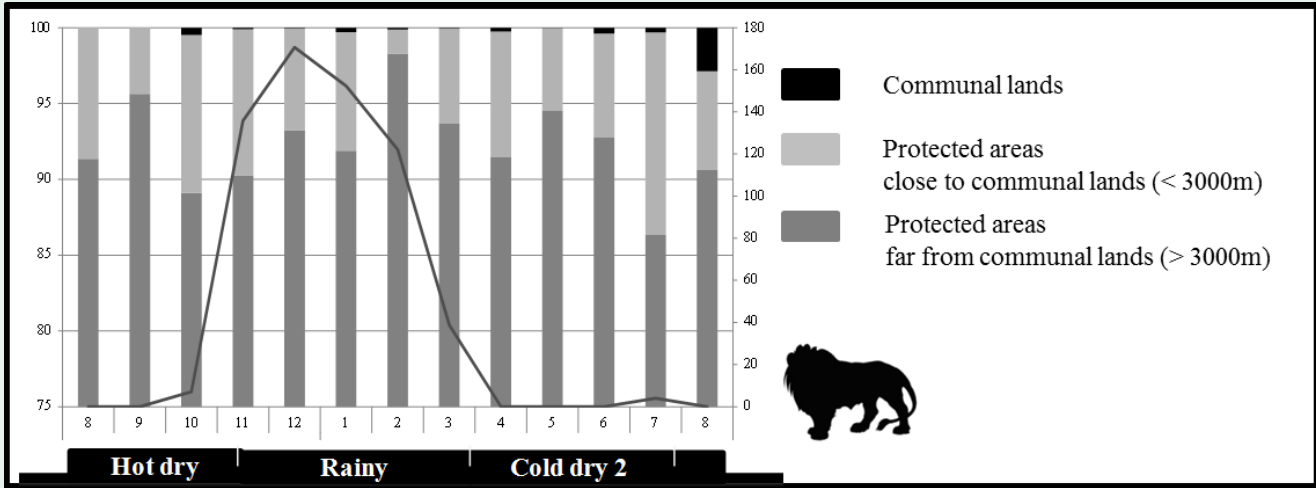
Nous avons donc exploré la relation entre les probabilités d'incursion des vaches dans les espaces protégés et la présence des lions équipés de colliers GPS dans ces mêmes espaces (**figure 35**). Nous observons une relation négative significative entre le taux d'incursion et la probabilité de présence de lions dans ces espaces protégés proches des zones communales. Nous observons également que la présence de lions à cette interface est significativement liée à la présence de buffles. Il en découle qu'en évitant potentiellement les lions, les vaches évitent aussi les contacts avec les buffles et réduisent ainsi les risques d'infection (Proffitt et al. 2010).

Certaines questions restent cependant en suspens. Les résultats de la **section 2** indiquent qu'à Hwange les espaces communaux sont potentiellement plus pauvres en pâturage que les espaces protégés. Ces variations de disponibilité des ressources devraient pousser le bétail à utiliser le parc national en particulier pendant la saison sèche qui est la saison où les ressources sont les moins abondantes dans l'écosystème. Or, étonnamment, les incursions des vaches dans l'espace protégé sont beaucoup plus fréquentes en saison des pluies **figure 28**.

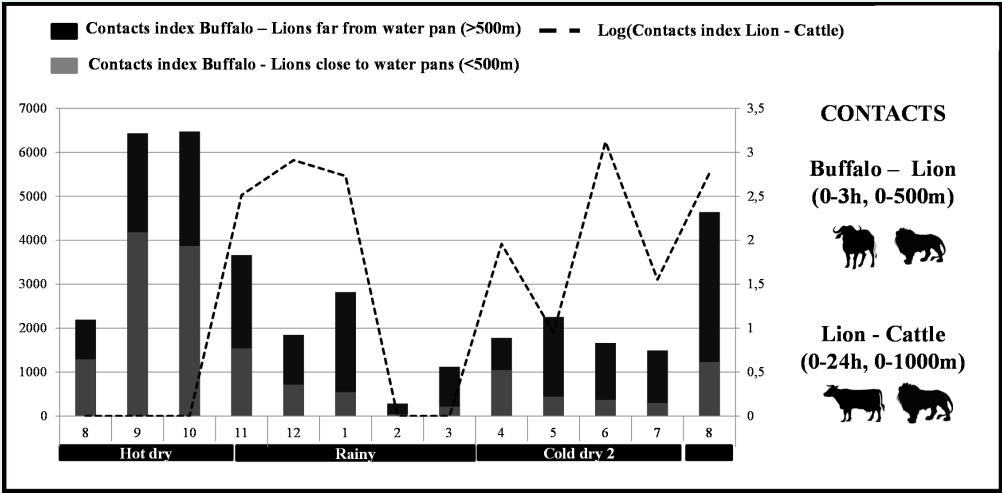




**Figure 35 :** Relationship between probabilities of incursion cattle incursion probability inside protected areas according the lion of the potential risk of predation



**Figure 36 :** Lions localizations proportions among seasons and according to spatial compartment in interaction or not with cattle tracked with GPS.



**Figure 37 :** Lions lands occupancy among communal lands, buffer area and protected areas - the case of Hwange NP-Dete

**Pourquoi le bétail n'utilise-t-il pas le parc en saison sèche lorsque les stress hydrique et alimentaire sont les plus forts mais plutôt en saison des pluies lorsque les ressources sont abondantes dans les zones communales?**

**L'évitement des lions suffit-il à expliquer les plus fréquentes incursions du bétail dans les espaces protégés en saison des pluies ?**

Cela ne semble pas être le cas. Tout d'abord les lions utilisent les espaces protégés toute l'année et pas seulement en saison sèche (figure 36). Par conséquent, les incursions plus fréquentes des vaches en saison des pluies se traduisent également par les contacts lions/vaches plus fréquents (figure 37) ; notons que ces contacts ont été estimés avec une fenêtre spatio-temporelle plus large à cause de l'asynchronie dans l'acquisition des points GPS.

La saison des pluies correspond à la période de culture de céréales (maïs, sorgho, millet) dont les vaches broutent les feuilles. Les vachers pourraient donc orienter le bétail vers la zone protégée afin de protéger les champs. De plus, une grande majorité des ressources humaines est mobilisée dans les champs à ce moment de l'année, laissant le bétail en libre divagation. L'homme et les populations domestiques se retrouveraient ainsi en compétition au sein de la zone communale lors de la saison de culture. Cette compétition pourrait être assez intense car l'image satellite de la figure 30, met en évidence l'omni présence de zones de cultures à la périphérie du parc de Hwange laissant peu de place aux aires de pâture. Cette compétition pour l'espace, entre les hommes et les vaches, diminuerait en fin de saison des pluies, après les récoltes, lorsque les éleveurs permettent au bétail d'accéder aux résidus de culture dans les

champs. Une partie de ces résidus est par ailleurs stockée pour remédier aux besoins nutritifs du bétail en période de grande sécheresse.

Nous avons établi l'influence de la présence de lions dans les espaces protégés proches des espaces communaux sur la fréquentation de ces espaces par le bétail. En revanche, nous n'avons pas encore évalué les risques réels de prédateurs des vaches par les lions. Les déplacements des lions dans le paysage nous apportent des éléments de réponse (figures 36, 37, 38).

**Premièrement,** la figure 37 indique que des contacts entre lions et buffles (fenêtre 0-500 & 0-3h) sont plus fréquents pendant la saison sèche chaude. Ce résultat pourrait indiquer de fortes prédateurs des lions sur les buffles en saison sèche chaude. Ces contacts se réalisent, pour la majeure partie, à proximité des points d'eau. La stratégie de chasse à l'affut aux points d'eau où se concentrent de fortes densités animales à cette période de l'année, serait donc confirmée (Davidson et al. 2012). Le patron saisonnier des fréquences de contacts entre lions et vaches est quant à lui très différent de celui des fréquences de contacts entre lions et buffles. En effet, les contacts entre lions et vaches sont plus fréquents en saison des pluies et en saison sèche froide qu'en saison sèche chaude. **Se pourrait-il que ces patrons saisonniers de contacts entre les lions et les proies potentielles que sont les vaches et les buffles reflètent de la part des lions un 'basculément' de proies des ongulés sauvages en saison sèche chaude aux ongulés domestiques aux autres saisons ?** En effet, les proies sauvages se dispersent dans le paysage aux premières pluies et ne sont plus confinées à quelques points d'eau. Le bétail pourrait représenter un meilleur compromis énergétique (apport calorique conséquent par rapport à une dépense énergétique faible) que les ongulés



sauvages (**photographies ci-après**). Il est intéressant de rappeler que les incursions des vaches dans les espaces protégés ne se réalisent qu'en saison des pluies. En intégrant ces zones protégées en saison des pluies ; les vaches pourraient perturber l'équilibre sauvage et ainsi ouvrir la voie aux lions vers les zones communales. Cette stratégie d'élevage, sous contrainte, rimerait potentiellement *'à se jeter dans la gueule du lion'*.

**Finalement**, il est important de stipuler que nous n'avons pas pris en compte dans ces analyses le respect de la loi et le risque de transgression lié à l'utilisation des espaces protégés. Nous émettons l'hypothèse que ce risque est constant dans le temps et qu'il ne nous permettrait pas d'expliquer les dynamiques sérologiques ainsi que les variations d'incursion domestique sur ce site. Ce postulat est naturellement discutable. La prise de décision d'un comportement à

risque intègre de nombreux facteurs et nous ne pouvons pas nier que ce dernier soit déterminant au même titre que la perception de la prédation. Il serait intéressant de poursuivre ces recherches avec une enquête, plus sociologique que télémétrique, au près des éleveurs afin d'estimer leurs motivations à l'incursion 'sauvage' ainsi que les contraintes majeures de l'élevage. Ces enquêtes nous aideraient à infirmer ou confirmer nos hypothèses et observations. J'ai naturellement essayé de creuser cette question à titre informel sur le terrain mais s'assurer de la véracité des propos reste délicat. Parler librement d'une action interdite est problématique et son analyse sort de mes compétences scientifiques. De plus la barrière de langue empêchait la compréhension des discussions 'off' entre éleveurs. Nous n'avons eu accès qu'à la version anglaise mais **à quel point correspond-t-elle à la version Shona, Ndebélé ou Tonga ?**

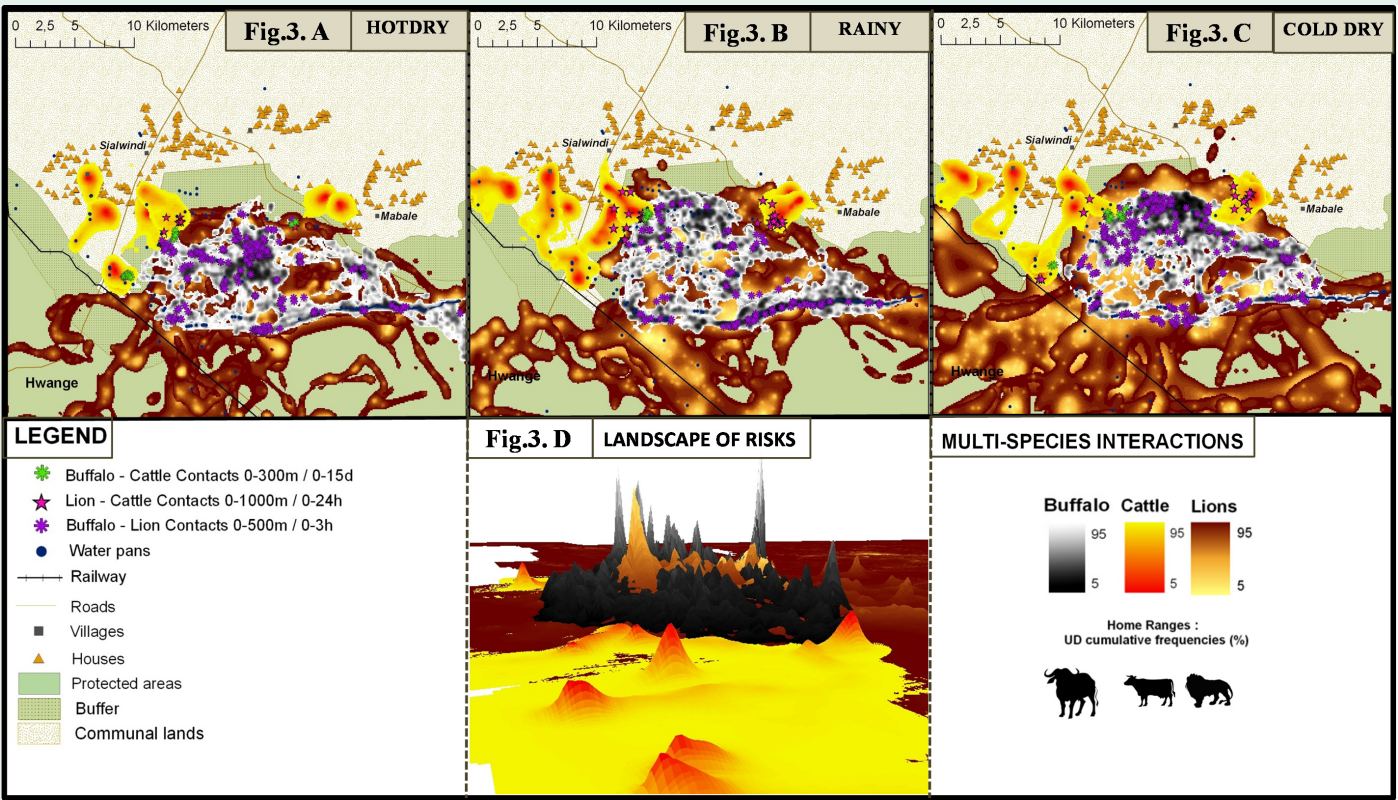


Finalement, la **figure 38** tente une représentation du paysage du risque en 2D et en 3D et apporte une image globale de la coexistence multi-spécifique à l'interface. Nous observons un débordement des probabilités de présence de lions aux abords des habitations, particulièrement en saisons des pluies et sèche, là où les buffles ne sont pas enregistrés et où d'autres espèces d'herbivores sauvages sont rarement détectées.

Pour aller plus loin...

Au terme des deux sections qui précèdent, nous commençons à avoir défini les différents facteurs qui régissent les interactions sauvages / domestiques de l'interface et les débordements de pathogènes. Nous sommes donc en mesure de construire un modèle conceptuel du déplacement du bétail et des buffles à l'interface. Ce modèle permet d'identifier les facteurs et contraintes qui influencent les prises de décision quant à l'utilisation des espaces communaux et protégés au fil des saisons. Ce modèle conceptuel est représenté dans la **figure 39. A**, où nous pointons la question centrale pour ces deux espèces sympatriques: **'Dois-je rester à la maison ou aller plus loin ?'** Les contraintes détaillées dans les paragraphes

précédents sont la végétation, l'eau, les parasites, la prédation, le type de frontière, la présence humaine (i.e. braconnage, culture, gardes parcs nationaux). A la suite de cette description, nous pourrions ainsi dans une prochaine étape construire un modèle dynamique spatialement explicite du comportement des vaches et des stratégies d'élevage. La **figure 39. B** expose cette nouvelle étape de modélisation, où nous voyons les couches d'informations nécessaires à acquérir pour implémenter ce type de modèle. Ces modèles nous permettraient de simuler des scénarios et d'observer dynamiquement le comportement des différents facteurs identifiés. Par exemple, dans une perspective de changement climatique, la scénarisation de grandes sécheresses entraînant un assèchement précoce de la majorité des points d'eau, nous permettrait de décrire les stratégies alternatives des comportement d'herbivores étudiés et d'estimer le risque potentiel de transmission de pathogènes : où et quand? De nombreuses étapes doivent être encore validées afin d'aboutir à de tels modèles d'aide à la décision et de gestion de ces interfaces. Cependant, avoir en point de mire des objectifs de ce type permet de construire au mieux les protocoles de terrain et d'améliorer la récolte des données, la mutualisation et la capitalisation des



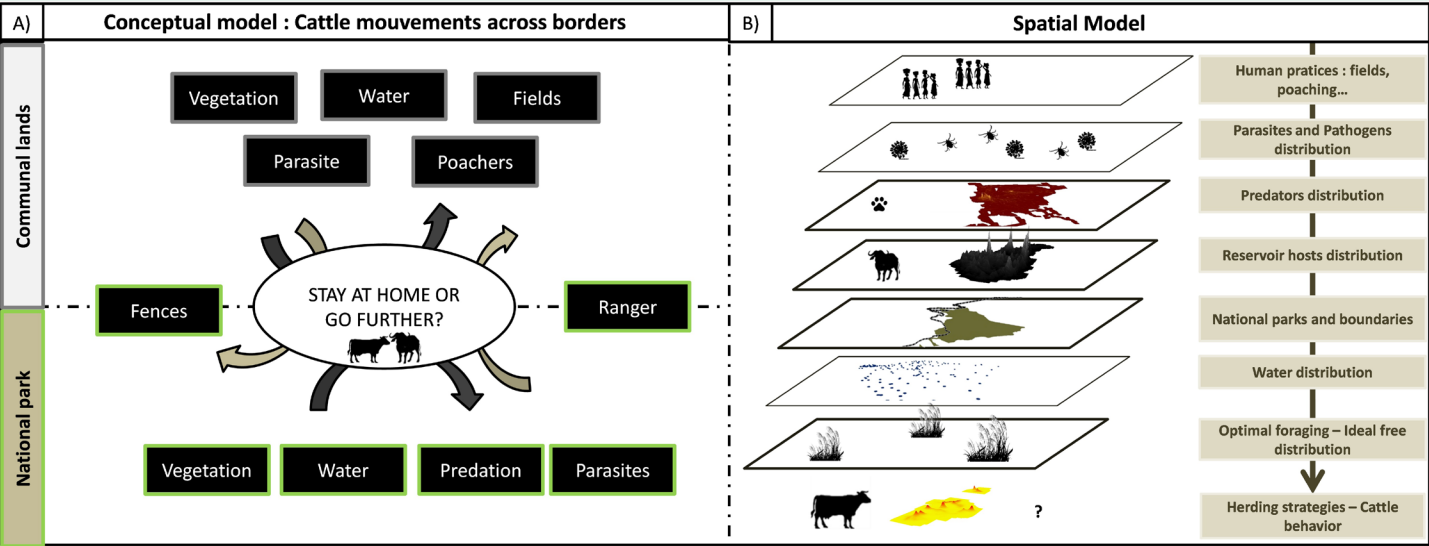
**Figure 38 :** Landscape of risk illustration with the 3 species and contacts with the 3D kernel representation at the right



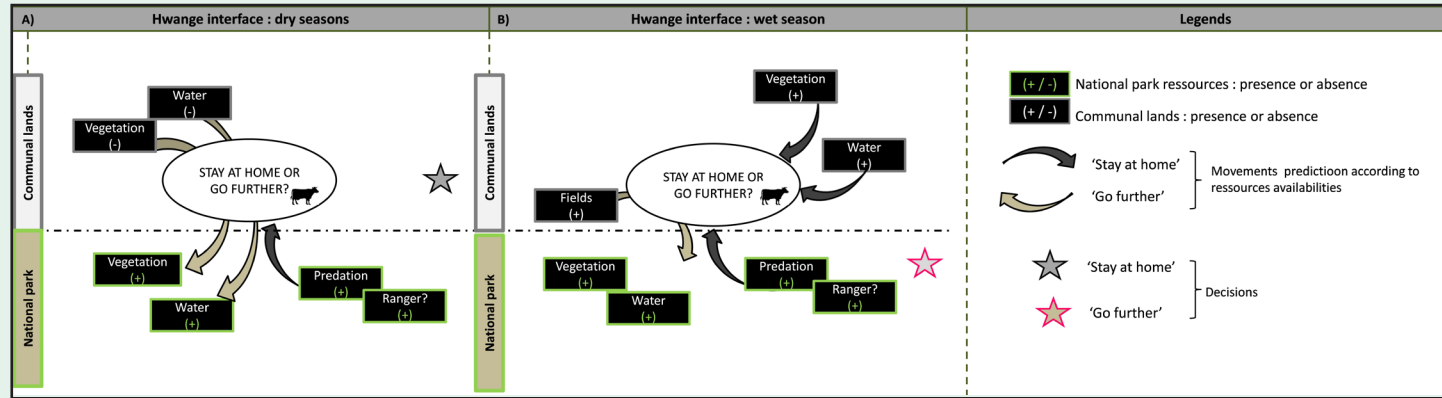
informations.

La **figure 40** illustre l'application de ce modèle à l'interface Dete-Hwange pour laquelle nous avons compilé et analysé le plus d'informations. Ainsi en saison sèche (**figure 40. A**) malgré l'aspect attractif théorique du parc d'un point de vue de la végétation et de l'eau disponibles, la stratégie majoritaire adoptée est de rester dans la zone communale pour le bétail, sous l'effet d'une pression potentielle de prédation (ou non estimé des gardes du parc national).

A l'inverse en saison des pluies (**figure 40. B**) malgré une diminution de la pression sur les ressources et une pression prédation toujours présente, la stratégie dominante adoptée par le bétail porte sur l'incursion dans la zone protégée. La contrainte agricole dans la zone communale ferait ainsi basculer le compromis de coûts/bénéfices.



**Figure 39 :** Conceptual model of cattle movements across border between national park and communal lands according to potential factors influencing the interaction



**Figure 40 :** An example of cattle movements depending on seasons and according to potential factors identified in our study. The case of Dete-Hwange interface between dry and wet seasons.

## TO SUM UP

- Resources distributions in the landscape (water and vegetation) determine the level of interactions between wild and domestic populations
- Resources distributions in the landscape (water and vegetation) determine on which side of the frontier of protected areas interactions between wild and domestic populations occur
- Living close to national parks is not perceived by owners as a risk of infection by wildlife for livestock
- The creation of transfrontier national parks is not perceived by owners as a risk of an increasing of diseases for livestock
- The top predator like lions could modulate the level of incursion of cattle inside national park and consequently decreases the risk of infection by wildlife

## SECTION 3

---

*DE L'INTRODUCTION  
A LA DIFFUSION INTRA-SPECIFIQUE :  
INTERACTIONS AU SEIN  
D'UNE POPULATION SENSIBLE*

**Le cas de la fièvre aphteuse et du bétail**



SECTION 3: DE L'INTRODUCTION A LA DIFFUSION INTRA-SPECIFIQUE : INTERACTIONS AU SEIN D'UNE POPULATION SENSIBLE.

Le cas de la fièvre aphteuse et du bétail. Annexe 5

Lors des sections précédentes nous avons tenté de décrire principalement trois points : (1) les interactions faune/bétail ; (2) les dynamiques sérologiques d'un virus marqueur du contact sauvage chez le bétail et (3) les déterminants écologiques et 'anthropologiques' des interactions et des évitements entre populations sauvages et domestiques. Nous avons ainsi décrypté certains des processus qui gouvernent les transmissions de pathogènes des populations d'ongulés sauvages aux populations d'ongulés domestiques.

Après, la potentielle introduction du virus de la fièvre aphteuse par la population réservoir au sein de la population sensible, nous nous interrogeons sur les conditions de sa diffusion et de sa survie au sein de cette population.

Basculer le questionnement d'un phénomène introductif vers un phénomène diffusif impliquait la mise en place d'une méthodologie à plus large échelle que celle apportée par la télémétrie. Nous avons ainsi réalisé une série de questionnaires auprès des éleveurs de bétail vivant à la périphérie des parcs nationaux afin d'acquérir des informations plus fines sur leurs stratégies d'élevage. D'un pas de temps horaire avec la télémétrie, nous sommes passés à un pas de temps saisonnier avec les questionnaires. D'une taille d'échantillon constituée de quelques individus avec la télémétrie, nous sommes passées à l'ensemble de la population de vaches avec les questionnaires.

Nous souhaitons évaluer à l'aide de ce protocole la part respective dans la dynamique du virus aphteux des interactions entre hôtes domestiques et des contacts avec le milieu sauvage (i.e. contact animal avec les buffles sauvages selon notre définition ou contact environnemental via l'incursion du bétail dans les parcs nationaux). Nous émettons l'hypothèse que de forts taux d'interactions entre hôtes domestiques sont susceptibles d'amplifier l'incidence de la fièvre aphteuse après l'introduction du pathogène à partir de la population sauvage.

Dans une première phase descriptive, nous avons réalisé les réseaux d'interactions entre troupeaux de vaches générés par la fréquentation des mêmes lieux d'abreuvement dans deux de nos sites d'étude Dete-Hwange et Malipati-Gonarezhou. Nous avons considéré deux types de réseaux. Un premier pour évaluer les densités et les connectivités ainsi que pour identifier les troupeaux les plus importants. Nous avons donc construit des réseaux unimodaux où un nœud représentait un éleveur et un lien représentait le fait de partager un point d'eau pour l'abreuvement du bétail à une saison donnée. Un second type de réseaux a été construit à titre illustratif. Nous avons établi des réseaux bimodaux, où un type de nœud représentait un éleveur et un second type de nœud représentait un point d'eau. Dans ce type de réseau, chaque troupeau est lié aux points d'eau qu'il utilise.

Ainsi, nous avons constitué des réseaux d'interactions entre éleveurs via des zones de rencontres. Ces zones de rencontres dans un contexte épidémiologique constituent des zones à forts risques de transmission de pathogènes

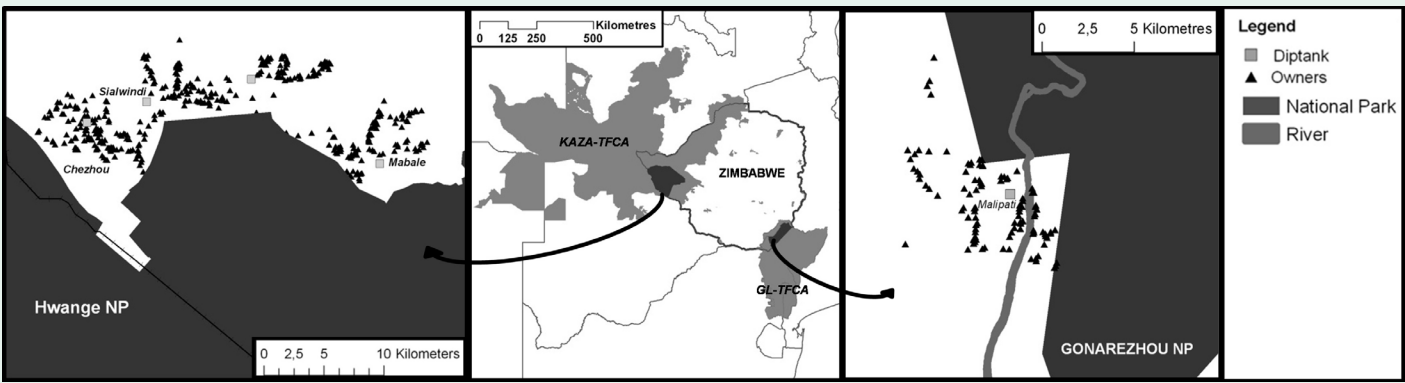


Figure 41 : Sites presentations for the two national parks studied, owners spatializations and diptanks affliations

(i.e. dans notre étude celui de la fièvre aphteuse).

La figure 41 permet de visualiser la distribution des éleveurs d'étude à la frontière des parcs nationaux ainsi que les 'diptanks' auxquels ils sont affiliés (i.e. pour le site Dete-Hwange, diptank= Sialwindi, Chezhou et Mabale et pour le site Malipati-Gonarezhou, diptank=Malipati). La table 6 apporte les premiers éléments caractéristiques des différents réseaux formés et permet de comparer les sites. Les indices de densité et les connectivités des réseaux sont variables en fonction des sites et des saisons. Pour Malipati-Gonarezhou, le réseau le plus dense est observé pendant la saison sèche chaude alors que pour Dete-Hwange, il est observé pendant la saison des pluies (exclusivement pour les éleveurs affiliés aux diptanks Chezhou et Sialwindi). Le quatrième groupement d'éleveurs étudié (affilié au diptank 'Mabale' sur Hwange) est caractérisé par les de fortes densités qui sont peu variables

entre saisons.

En ce qui concerne la connectivité des réseaux, nous pouvons noter que le réseau se déconnecte pour seulement deux groupements d'éleveurs (Chezhou et Sialwindi) pendant les saisons sèches (chaude et froide). Cette déconnection est associée à l'utilisation différentielle des points d'eau pendant les saisons de stress hydrique. Dans les autres situations les réseaux sont entièrement connectés.

L'intensification des réseaux au fil des saisons est bien illustrée par la spatialisation des réseaux pour le site de Malipati-Gonarezhou (figure 42). Cette description des réseaux d'éleveurs nous a permis d'obtenir un indice d'interactions (i.e. la densité du réseau) au sein des populations domestiques pour chaque groupement d'éleveurs ('diptanks') et chaque saison. Nous pouvons relier qualitativement l'incidence sérologique de la fièvre aphteuse à chaque saison

		Wet season		Cold dry season		Hot dry season		All seasons	
		Connect	Density	Connect	Density	Connect	Density	Connect	Density
Gonarezhou	Malipati	1	0,32	1	0,36	1	0,54	1	0,58
	Chezhou	1	0,35	0,72	0,25	0,72	0,25	1	0,38
	Sialwindi	1	0,38	0,57	0,24	0,3	0,2	1	0,38
	Mabale	1	0,62	1	0,71	1	0,71	1	0,71

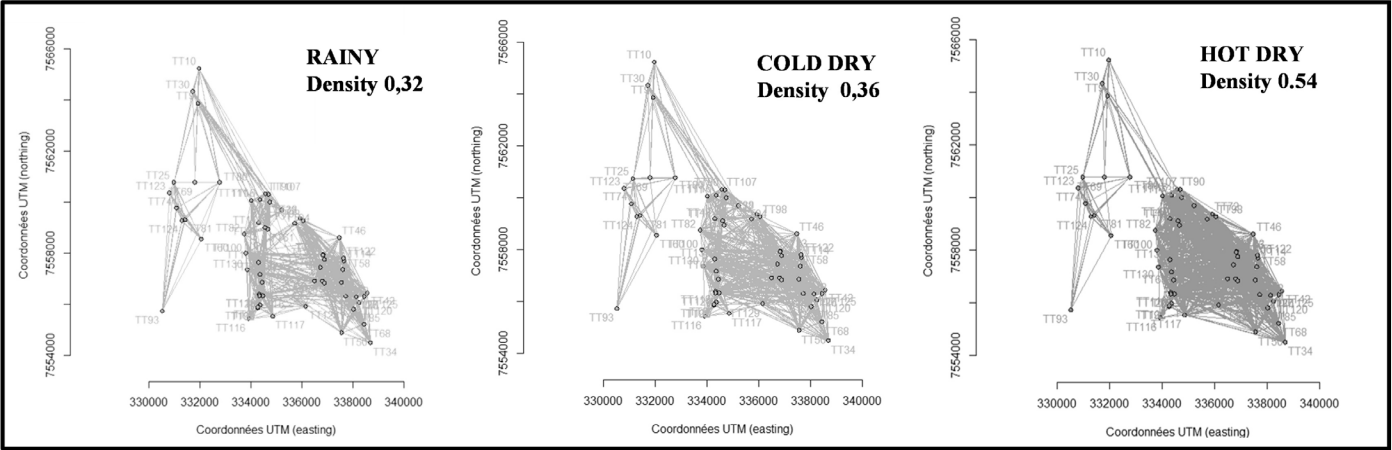
Table 6 : Connectivity (Connect) and density estimations by season and diptank

et dans chaque groupement d'éleveurs ('diptank') à ces indices. Il s'avère que pour tous les groupements d'éleveurs, les plus fortes incidences sérologiques sont observées pendant les saisons où la densité du réseau est la plus forte. c'est à dire en saison des pluies pour les diptank de Sialwindi; Chezhou et Mabale (région du KAZA-TFCA) et en saison sèche et chaude pour le diptank de Malipati (région du GL-TFCA) (**figure 43**).

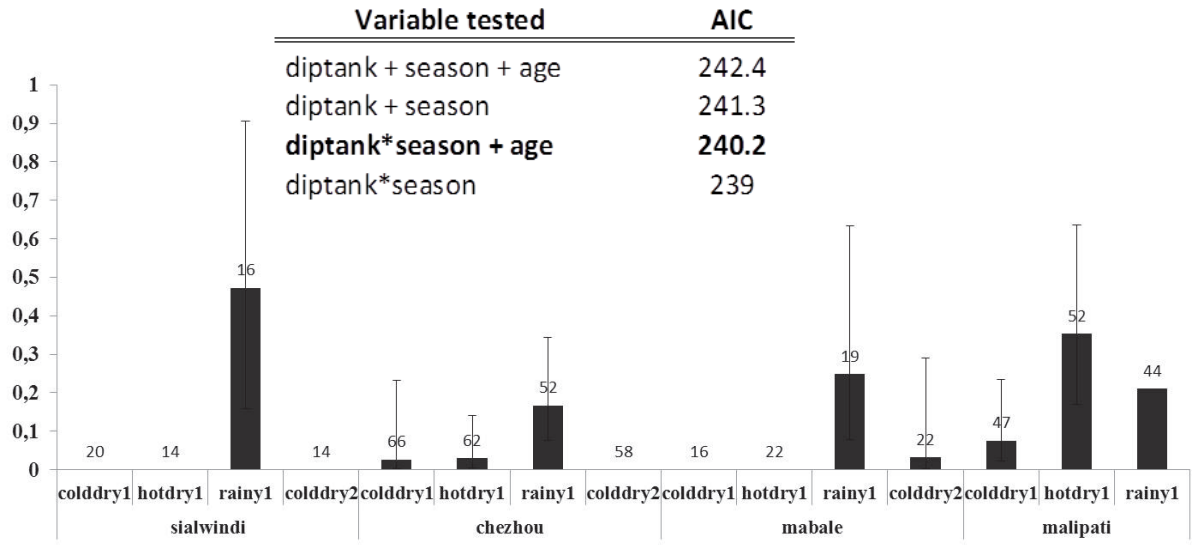
Enfin, nous souhaitons tester de manière intégrative, à l'aide de modèles statistiques, le rôle des différents indices d'interactions identifiés dans notre étude sur l'incidence de la fièvre aphteuse chez le bétail (uniquement à la périphérie des zones protégées). Trois facteurs ont été quantifiés: (1) Les interactions 'animales' avec la population de buffles réservoir intégrant un pas de temps de 15 jours, (2) Les interactions 'environnementales' en utilisant les fréquences d'incursion des vaches dans les zones protégées et enfin l'indice dernièrement estimé (3) les interactions 'domestiques' utilisant les densités de réseaux de vaches calculées à partir des interviews sur les pratiques d'élevage.

Les résultats indiquent, **figure 44**, que ces trois déterminants influent significativement sur l'incidence de la fièvre aphteuse. La significativité est plus faible pour le facteur 'densités des réseaux'. Cependant, ces indices représentent peu de valeurs distinctes ( $n = \text{'diptank'} \times \text{saison} = 4 \times 3 = 12$ ) pour expliquer une variable réponse avec de nombreuses unités statistiques ( $n = \text{vaches} \times \text{saison} = 450$ ). Ces résultats ont néanmoins le mérite de présenter le caractère multifactoriel de la diffusion d'un pathogène fortement contagieux. Il serait intéressant de descendre à l'échelle encore plus fine, celle de l'éleveur et de sa place dans le réseau (calculs des indices de

degré et d'intermédiarité par éleveur i.e. par nœud (**Encadré 5**). Ces indices permettraient d'évaluer le degré de connectivité de chaque troupeau avec les autres troupeaux de la zone et le rôle potentiel de chaque troupeau dans la diffusion d'un pathogène au sein du réseau. Nous pourrions explorer les relations entre les incidences sérologiques observées dans chacun des troupeaux inclus dans le suivi sérologique longitudinal et ces indices. Ces indices pourraient participer à la caractérisation du risque sanitaire à l'échelle du troupeau. En effet, un troupeau présentant un degré élevé est un troupeau directement connecté à de nombreux autres troupeaux. Il pourrait ainsi être exposé à des risques d'infection plus importants qu'un troupeau présentant un faible degré. L'interprétation en terme de gestion sanitaire de l'intermédiarité diffère de celle du degré. Un troupeau présentant un indice d'intermédiarité élevé est un éleveur central dans le réseau, autrement dit un grand nombre de chemins reliant deux troupeaux passent par ce troupeau. Ainsi ôter du réseau un troupeau présentant un indice d'intermédiarité élevé fragmente le réseau et abaisse le risque de diffusion d'une maladie dans la population. Cependant l'analyse des différents indices de chaque nœud peut s'avérer fastidieuse lorsque le nombre de nœuds est élevé. La méthode de blockmodeling (**Encadré 6**) permet de simplifier l'information des réseaux. Elle permet de regrouper au sein de blocs des nœuds structurellement équivalents c'est-à-dire pareillement reliés à d'autres nœuds. Des réseaux simplifiés, de plus petites tailles, sont alors générés et les indices peuvent être recalculés sur ces réseaux réduits en considérant chaque bloc comme un nœud (**Encadré 6**). L'exemple du site Malipati-Gonarezhou (**figure 45 a**) confirme l'intérêt de ces analyses. Comme l'indique la



**Figure 42 :** Owners spatialized networks in Gonarezhou-Malipati interface according to seasons and density estimations (unimodal networks).



**Figure 43 :** Foot and mouth disease incidence model according to diptank and seasons.

**figure 45** un bloc d'éleveurs constitue un point de rupture du réseau (bloc 3) puisque il établit un lien entre deux sous parties du réseau (ex : blocs 4-10 vs 7-5). L'originalité de ce bloc porte sur le fait qu'il établit un lien via le parc national et l'utilisation d'un de ses points d'eau. Ce bloc, identifié à l'aide des réseaux sociaux, représente probablement un maillon essentiel dans la chaîne de transmission de pathogènes des populations sauvages vers les populations domestiques (et

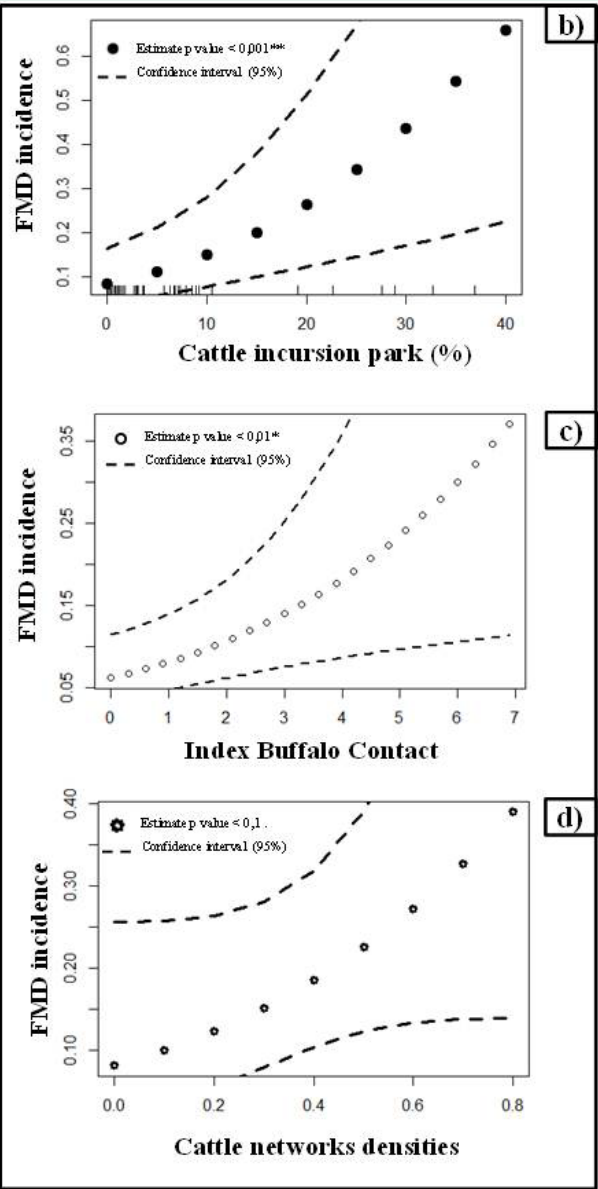
vice-versa). Cette méthode d'analyses permet ainsi d'identifier les unités épidémiologiques qualifiées de '*super spreader*' ayant la faculté de disperser fortement un pathogène dans et entre les populations.

La méthode du *block-modeling* pourrait également être utilisée pour élaborer les stratégies d'échantillonnage des troupeaux pour les suivis épidémiologiques.

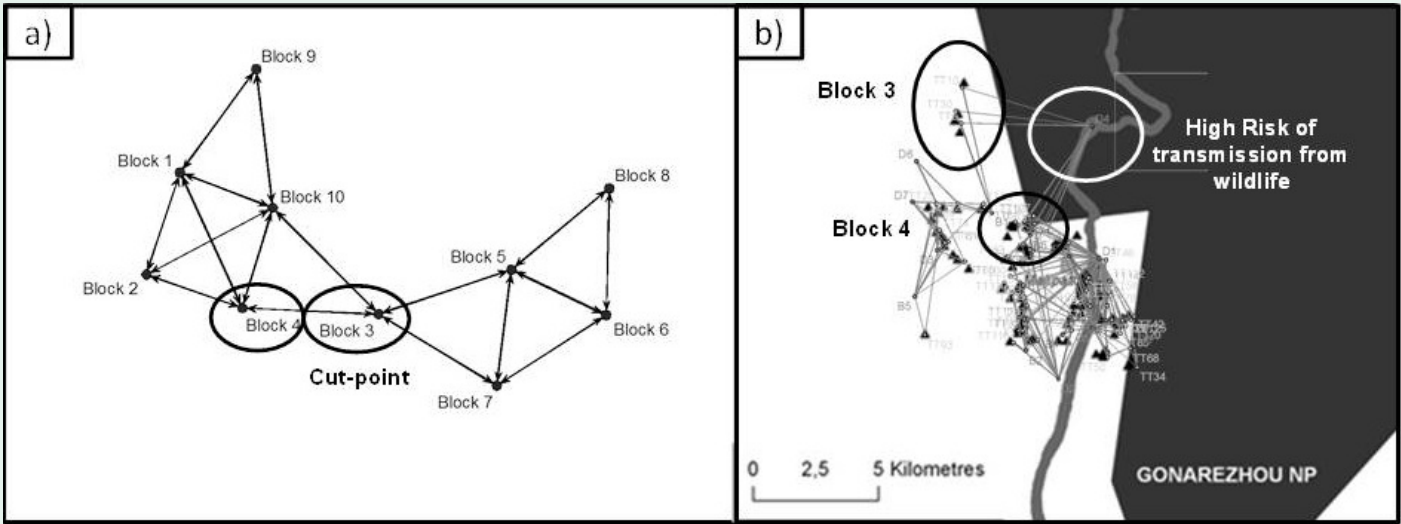


a)	Variable tested	AIC
	park incursion + network density + buffalo contact + age	200.7
	park incursion + network density + buffalo contact	199.5
	park incursion + buffalo contact + age	201.4
	park incursion + buffalo contact	199.9
	network density	209.2
	buffalo contact	209.2
	park incursion	203.7

**Figure 44 :** Foot and mouth disease incidence generalized linear model with cattle network densities, percentage of cattle incursion inside the national park, the index of buffalo contact (computed with GPS data) and the age as fixed effects and individuals as random effect. (a) Models selection with AIC criterion. Models outputs of foot mouth disease serological incidence according to (b) proportion of the cattle incursion inside the national park, (c) the buffalo contact index and (d) the cattle network density.



**Figure 45 :** (a) Graph simplification by block modeling and identification of group of owners with determinants roles in the network (b) Bimodal networks representation with two nodes types (owners and water pan used) and spatialized in map



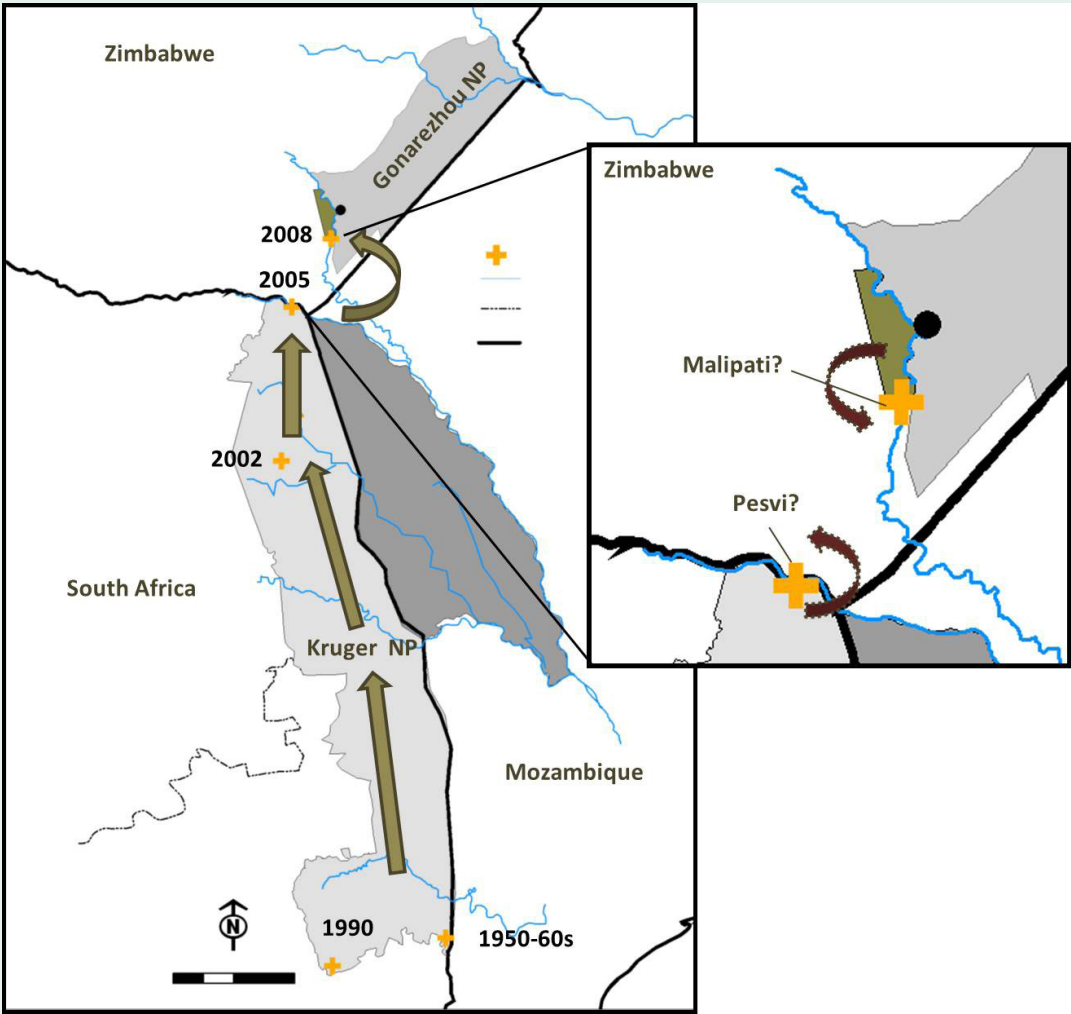
En effet, un échantillon dans lequel les différents blocs sont représentés permet d'étudier des troupeaux dont les patrons de connexion avec les autres troupeaux différent.

Ce type d'échantillonnage permettrait de tester efficacement et à l'échelle des troupeaux les relations entre incidence sérologique et connectivité.

*Pour aller plus loin ...*

Les analyses de réseaux sociaux peuvent être entreprises à partir de données dont la collecte est peu onéreuse, et permettent d'identifier des périodes, des lieux et des troupeaux présentant ou représentant de forts risques sanitaires. Ces

analyses sont d'autant plus pertinentes que les maladies sont 'densité dépendantes' ou/et zoonotiques et/ou faiblement détectées. L'application de ces protocoles dans les pays du sud pourrait améliorer considérablement les stratégies de surveillance et de contrôle des maladies par les services vétérinaires. En effet la priorisation de zones, de saisons et des groupes d'éleveurs présentant ou représentant de forts risques sanitaires permettrait de réduire les coûts investis dans le contrôle des maladies animales. Cette réduction budgétaire pourrait permettre de répéter les observations sur les groupes les plus à risque afin de détecter au plus vite, dans le compartiment domestique l'émergence de germes issus du réservoir sauvage. La propagation de la tuberculose bovine chez le buffle d'Afrique du sud vers le Zimbabwe entre



**Figure 46 :** Bovine tuberculosis progression in buffalo populations. Start in south of Kruger National Park in middle of the 20th century to reach Zimbabwe in 2008 in the south of the Gonarezhou National Park (deGarinéWichatitsky et al. 2010 et 2012). Could social networks analyses improve disease surveillances and help controlling the potential spillover from buffalo to cattle in Zimbabwe?

1950 et 2008 en est un exemple d'actualité et illustratif (**figure 46**). Le débordement (*spill-over*) de la bactérie des buffles vers les vaches pourrait avoir des conséquences sanitaires considérables au Zimbabwe; pays dont la population humaine est fortement immunodéprimée du fait de l'épidémie de sida qui sévit depuis de nombreuses années (Gregson et al. 2006).

### TO SUM UP

- The density of cattle network at the edge of protected areas influences the foot and mouth disease serological incidence as do the buffalo contact and the level of cattle incursion inside national park
- Social network protocols and analyses of herding practices could improve the surveillance strategies by targeting groups of risky owners and risky periods
- The social network analysis is a powerful tool to settle epidemiological surveys of rare epidemiological events like zoonosis at the wild/domestic interface and control neglected tropical diseases in southern countries.



## SECTION 4

---

*L'INTERFACE :  
UNE ZONE D'ACCUMULATION  
OU DE DILUTION ?*

SECTION 4 : L'INTERFACE UNE ZONE D'ACCUMULATION OU DE DILUTION ?  
Annexe 5

Dans les trois sections qui précèdent, nous nous sommes particulièrement intéressés aux déterminants et processus régissant l'épidémiologie de la fièvre aphteuse dans les populations de vaches vivant à proximité de populations de buffles à la périphérie des aires protégées du Zimbabwe. Nous avons principalement décliné les effets des interactions potentiellement infectieuses (i.e. par contacts avec les populations de buffles ou via l'environnement), de la distribution des ressources, des pratiques d'élevage et de la prédation. Ainsi après avoir dressé un tableau relativement complet des processus écologiques impliqués dans le débordement interspécifique d'un pathogène particulier, nous souhaitons changer d'échelle et nous intéresser aux communautés d'hôtes et de macro-parasites de l'interface.

**D**ans cette dernière section, nous souhaitons aborder le risque épidémiologique sous l'angle de la diversité des hôtes et l'abondance des parasites qui leur sont associés. Cette section nous permet d'avoir une vision plus large de l'interface et du partage de pathogènes. Notre questionnaire central était le suivant : les macro-parasites sont-ils plus abondants et plus diversifiés à l'interface - zone hybride d'utilisation de l'espace entre espèces sauvages et domestiques ?

Nous nous sommes ainsi focalisés sur un site d'étude où la diversité et l'abondance des hôtes sauvages étaient les plus fortes, le parc national

de Hwange. L'avantage supplémentaire du site de Hwange portait sur la distribution de l'eau dans le paysage (i.e. matrice de points d'eau). Cette dispersion permet d'identifier plus facilement les zones de rencontre des hôtes que sur les sites de Gonarezhou et de Kruger où l'eau se trouve sous la forme de cours d'eau (figure 34).

Nous avons ainsi mis en place un protocole de prélèvement de macro-parasites. Nous avons prélevé des tiques par la technique du drapeau, à leurs stades immatures, dans la végétation autour de points d'eau à la fin de la saison des pluies. Nous avons contrasté nos lieux d'échantillonnage entre l'intérieur du parc national (PN) exclusivement dédié aux hôtes sauvages, l'interface (INT) où les populations sauvages et domestiques coexistent et la zone communale (ZC) exclusivement fréquentée par les hôtes domestiques. Nous avons par la suite comparé les abondances des tiques des différents genres identifiés (table 3) entre les points d'eau localisés dans les divers compartiments (PN-INT-ZC).

Grace à la mise en place d'un protocole d'échantillonnage répété des sites et à l'utilisation de modèles statistiques appropriés (modèle linéaire généralisé à effets aléatoires et modèles d'occupation des sites 'site occupancy'), nous avons pu estimer les densités ou les probabilités de présence, pour chaque genre, sur les différents sites de tiques identifiés. Les modèles linéaires généralisés à effets aléatoires nous ont permis de décomposer la variance du nombre de tiques détectés selon des échelles spatiales hiérarchisées et d'évaluer l'agrégation des tiques à ces différentes échelles. Les modèles d'occupation des sites nous ont permis de discriminer les facteurs influençant les probabilités de détection de ceux associés à la présence ou aux densités de tiques dans l'environnement.

Nous avons ensuite mis en relation les estimations

des probabilités de présence ou de densités des tiques, à l'indice d'abondance et de diversité des hôtes dans un milieu (i.e. indice de Shannon). Les résultats des différentes étapes de modélisation (détaillés dans l'annexe 5) nous indiquent que les densités de tiques en fin de la saison des pluies sont pour deux genres (*Rhipicephalus sp* et *Amblyomma sp.*) significativement plus fortes dans le compartiment « communal » que dans les compartiments « intérieur du parc » et « interface » (figure 47). Les facteurs influençant les probabilités de détection de ces deux genres sont : (1) le moment du prélèvement avec des probabilités de détection plus fortes l'après-midi que le matin et (2) la technique du drapeau avec des probabilités de détections plus fortes lors du premier passage sur une unité d'échantillonnage (i.e. effet prélèvement de la méthode du drapeau). Les facteurs influençant la densité des deux genres sont : (1) la distance aux points d'eau avec des densités plus fortes à proximité immédiate des points d'eau et (2) le type de

végétation (uniquement pour *Rhipicephalus sp.*) avec de plus fortes densités dans les habitats les plus ouverts (dominés par les herbacés et les ligneux bas).

Les tiques du genre *Hyalomma sp.* ont été détectées à de rares occasions et avec une forte variabilité dans le nombre de tiques détectées. Les probabilités de présence estimées sont uniquement fonction du type d'interface. Ces estimations indiquent de plus fortes probabilités dans les zones communales ( $p=0.51$ ) en opposition à celles du parc ( $p=0.25$ ) et de l'interface ( $p=0.17$ ).

D'une manière descriptive, nous avons représenté les estimations des densités (ou probabilité de présence) issues des modèles d'occupation des sites en fonction des indices de Shannon calculés pour caractériser les diversités d'hôtes dans chacun des 3 compartiments (annexe 5). Cette représentation (figure 48) souligne que les densités ou les probabilités de présence des tiques sont plus faibles lorsque la diversité des

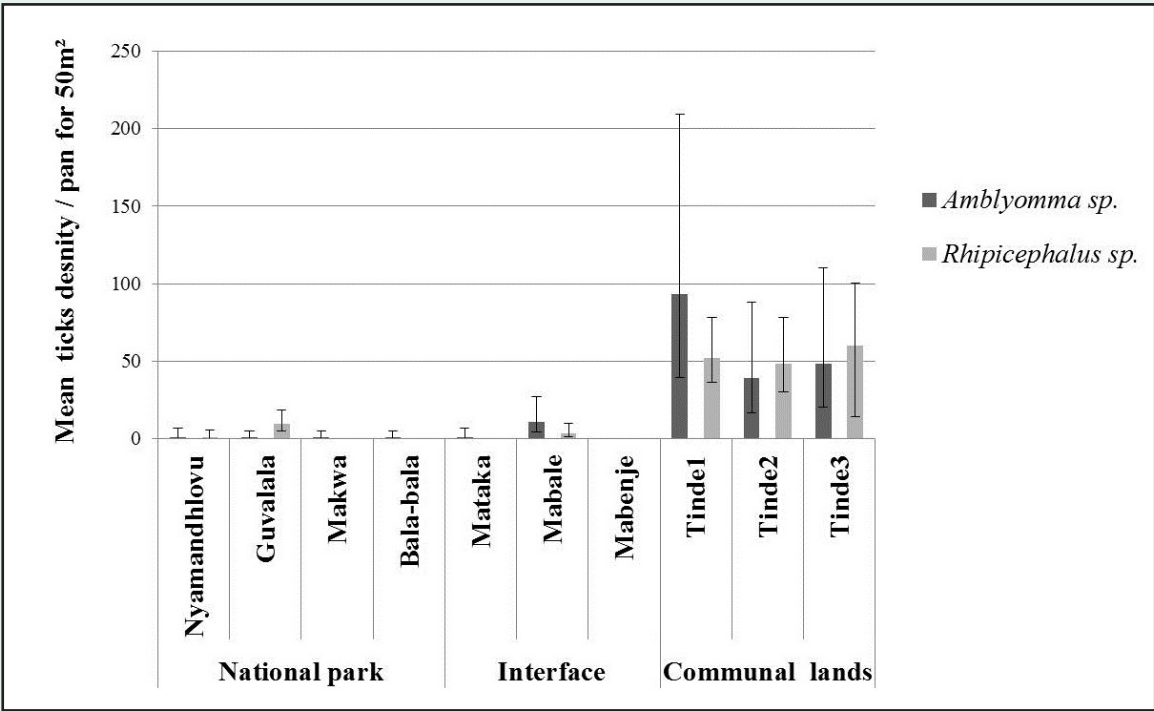


Figure 47 : Ticks density estimations for 2 genus of southern Africa according spatial compartment (i.e. national park, interface and communal lands) and by sampled pan



hôtes est forte. Ainsi l'interface qui possède une diversité d'hôtes importante (i.e. animaux sauvages et domestiques) ne semble pas être un terrain propice à l'amplification des macro-parasites. A contrario les zones exclusivement communales, où la diversité des hôtes est plus faible, semblent réunir des conditions favorables pour la reproduction des tiques.

Ces résultats préliminaires nourrissent nos réflexions sur un potentiel effet dilution qui relirait les densités de macro-parasites à la diversité des hôtes. Un effet dilution pourrait éventuellement se concevoir pour des espèces de tiques ayant des stratégies reproductrices spécialisées en opposition aux espèces généralistes qui tireraient profit de la diversité spécifique. En l'effet dilution implique que les compétences reproductrices au sein de la communauté d'hôtes soient variables (Keesing et al. 2006). Ainsi malgré le caractère contrasté de notre patron

de distribution des tiques dans le paysage, il nous est impossible d'attribuer ces variations de densités observées à un effet dilution. En effet, notre protocole ne nous a pas permis d'identifier les tiques au niveau de l'espèce et la littérature n'apporte que très peu d'informations sur les compétences reproductives des hôtes sauvages ou domestiques pour les genres de tiques de notre étude.

Pour aller plus loin ...

L'estimation de l'abondance de parasites, dont les taux de détection sont faibles et dont l'écologie grégaire implique une interdépendance des événements de détections, pose des problèmes statistiques. L'implémentation d'algorithmes dans les outils statistiques (tels que site occupancy model avec PRESENCE) permettant l'utilisation de la distribution binomiale

négative enflée en 0, permettrait d'améliorer la modélisation d'évènements rares. Cependant, à l'heure de l'écriture de ce manuscrit, nous pouvons indiquer que cette fonction semble être désormais implémentée sur R (free software unmarked package).

Un autre point d'amélioration des outils statistiques, dans l'étude des parasites avec des problèmes de détection, pourrait se porter sur les coefficients d'agrégation estimés grâce aux modèles linéaires généralisés à effets mixtes. L'implémentation d'un tel indice permettrait d'ajuster les intervalles de confiance autour des estimations et de mieux intégrer la biologie des espèces dans les modèles d'estimation de densité ou de présence.

Enfin, biologiquement, pour continuer à supporter l'idée d'un effet dilution de la diversité des hôtes sur la densité des macro-parasites, il

semble crucial de répéter ces mesures dans le temps aux échelles inter and intra-annuelles. Une description plus fine de la communauté d'hôtes dans chaque compartiment (i.e. diversité et densité des macro et les micro mammifères) semble également indispensable.

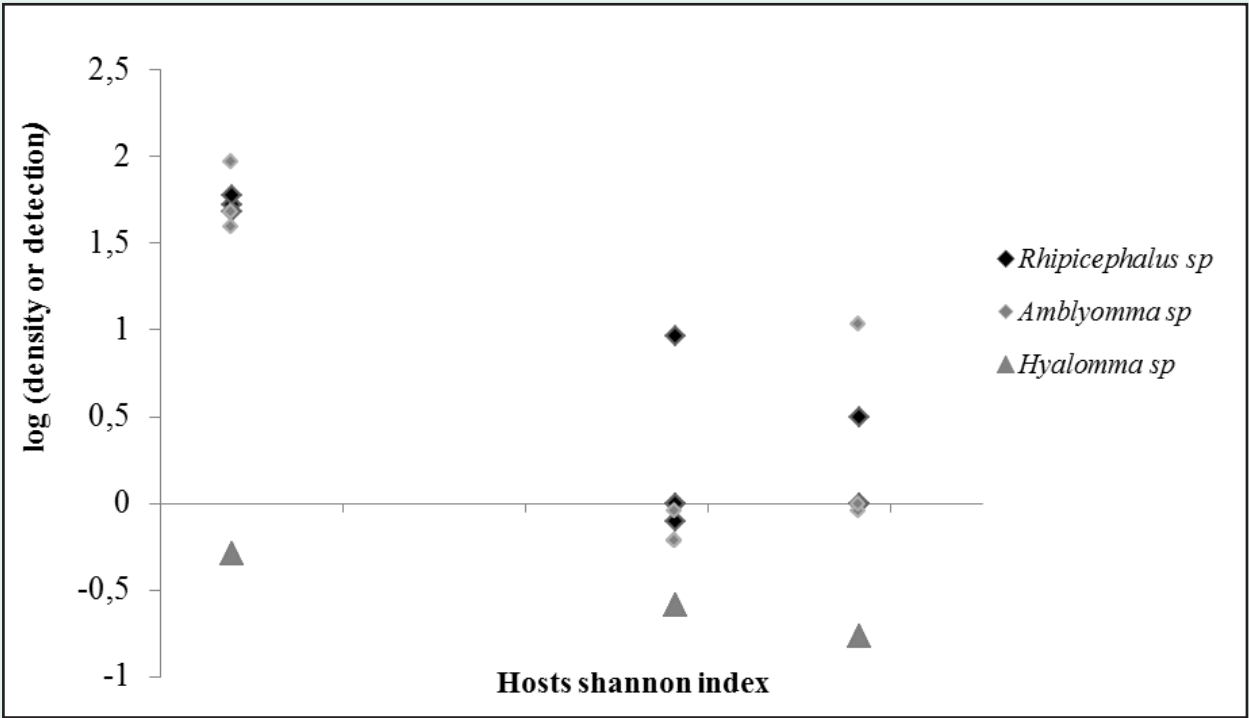


Figure 48 : Ticks densities or presence according to the host Shannon index at the Hwange – Dete interface.

TO SUM UP

- Ticks are gregarious species detected in the environment with lot of variability and uncertainty: repeated sampling protocols and site occupancy models can help to estimate presence or abundance of species more rigorously along with detection probabilities
- At the end of the rainy season, *Rhipicephalus sp* and *Amblyomma sp* are more abundant in areas where wildlife is absent. They are more easily detected during the afternoon and the first sampling. They are more abundant close to water and for *Rhipicephalus sp* only in grassland and grass bushland.
- At the end of the rainy season, the density of *Hyalomma sp* is low
- Parasites like ticks are more abundant in areas where de the host diversity is the lowest.
- The infectious risk could be higher in landscape with low host diversity.

## DISCUSSION

---

D



## DISCUSSION

*Nos résultats en miroir d'études similaires*

La plupart des études publiées à ce jour sur la transmission interspécifique de pathogènes en milieu naturel ont été menées pour répondre à des préoccupations de conservation de la biodiversité, de santé publique ou vétérinaire :

(1) soit sur le **transfert de pathogènes d'hôtes domestiques vers des hôtes sauvages** menacés (Haydon et al. 2006). Par exemple la vaccination des dernières sous-populations de loups éthiopiens contre le virus de la rage a permis de les protéger des populations de chiens domestiques constituant des réservoirs de la maladie à la périphérie de l'aire de conservation,

(2) soit sur le **transfert de pathogènes d'hôtes sauvages vers d'autres hôtes sauvage**. Nous pouvons citer ici l'exemple de la transmission de la brucellose entre les populations d'élan (*Cervus canadensis nelsoni*) et de bison (*Bison bison*) dans le parc national du Yellowstone aux Etats-Unis (Proffitt et al. 2010),

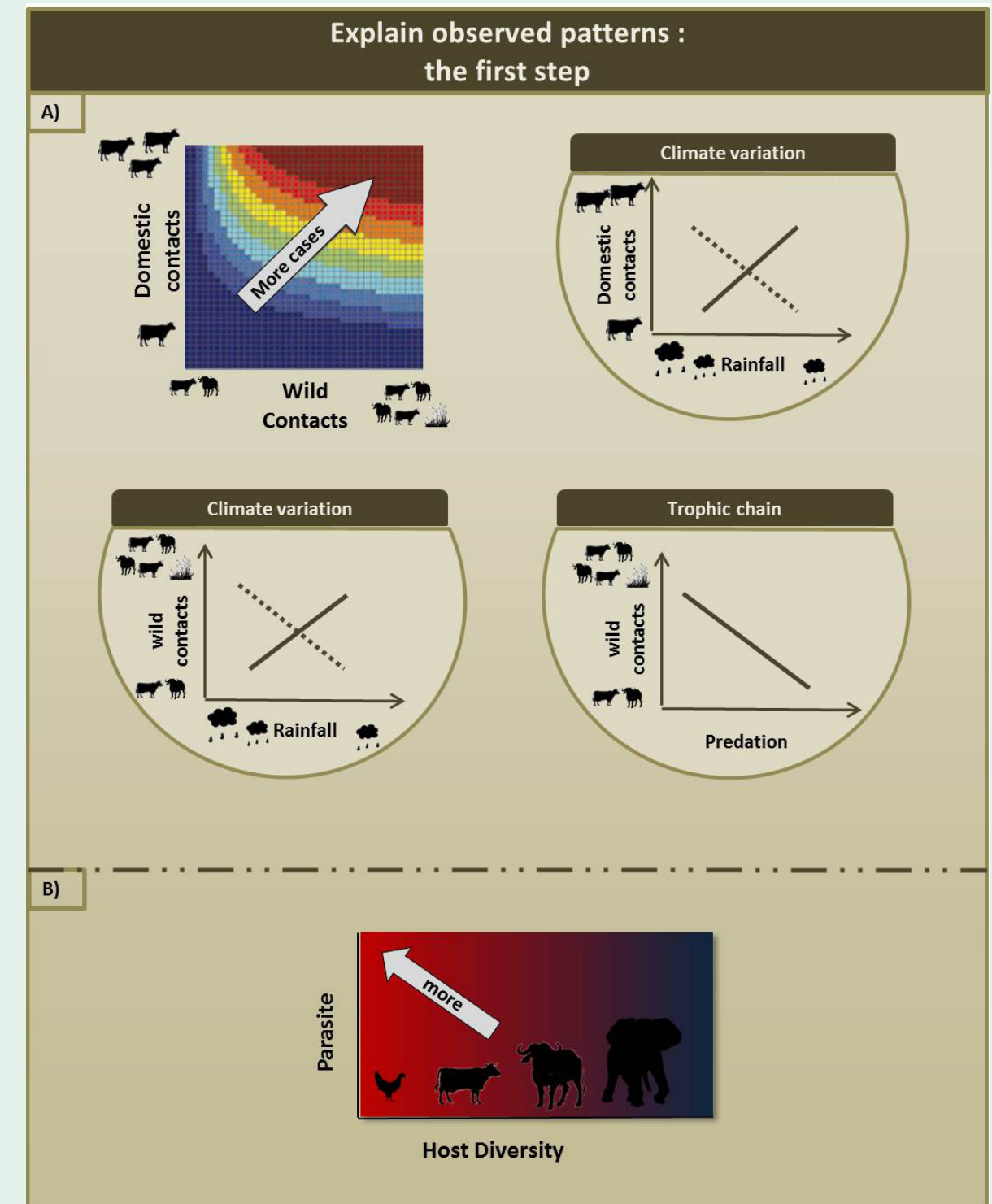
(3) soit sur le **transfert de pathogènes d'hôtes sauvages aux hôtes domestiques** dans des objectifs de santé vétérinaire et publique. Citons par exemple, l'étude menée par Kilpatrick et coll. (2009) sur le risque de diffusion de la brucellose des bisons aux bovins domestiques dans le système Yellowstone, et les travaux menés sur la diffusion de la tuberculose entre les blaireaux, *Meles meles* (i.e. population réservoir) et les bovins en Angleterre (Donnelly et al. 2006).

Cependant, relativement peu d'études empiriques ont été menées sur la transmission de pathogènes entre ongulés sauvages et domestiques dans les écosystèmes de savane africains. Nos résultats établissent le lien entre la fréquence des contacts et le transfert de pathogènes depuis un hôte réservoir sauvage vers un hôte domestique. Ces travaux répondent à la fois à des enjeux socio-économiques, liés à l'impact des maladies étudiées sur le bétail, et à des objectifs de conservation, liés à l'impact de ces mêmes maladies sur la durabilité des espèces protégées et des espaces protégés qui les hébergent. Elle ouvre également des perspectives sur des problématiques de santé publique, car certaines de ces maladies affectent à la fois les animaux sauvages, domestiques et les personnes qui vivent au contact de ces animaux. Dans notre étude, comme dans celles citées plus haut, les contacts et le recouvrement spatial sont au cœur de la réflexion autour des interfaces, espaces mixtes dont la gestion soulève de nombreux problèmes écologiques, socio-économiques et épidémiologiques.

*Multiplicité des déterminants du risque de débordement, complexité des processus et difficulté de généralisation*

La figure 49 propose une synthèse schématique des différents résultats obtenus au cours de ce doctorat portant sur la transmission de pathogènes aux interfaces entre espaces ruraux et espaces dédiés à la protection des écosystèmes. Notons que les études sont présentées en détail dans les annexes et les résultats qu'elles ont produits ont déjà été synthétisés dans les quatre sections précédentes.

Les estimations, des taux de contacts entre



**Figure 49 :** Summary of empirical results produced to describe the drivers of inter-specific infections at the interface between communal lands and protected areas. **(A)** FMD incidence in cattle populations (i.e. more cases) increases with contacts rates between these cattle populations and the reservoir populations (i.e. buffalo) (Section 3) and with the frequency of incursions into the protected areas (Sections 1 & 3). We also explored the influence of within and between species contacts of drivers such as climatic conditions and predation pressure. The effect of seasonal climatic conditions differed among study sites (i.e. dotted and plain lines). **(B)** We undertook a preliminary investigation of the relationship between host biodiversity and parasite density in protected, rural and interface landscape compartments (Section 4).

bovins sauvages et domestiques et d'incidences sérologiques de la fièvre aphteuse, obtenues au cours de cette thèse montrent que le risque de transmission de pathogènes des buffles aux vaches varie entre nos sites d'étude (i.e. pour le pathogène d'étude : le virus de la fièvre aphteuse). Elles montrent également que les patrons spatiaux et saisonniers de contacts et d'incidences varient. Les contacts entre les vaches et les buffles se produisent au sein des espaces ruraux, des espaces protégés ou à leurs interfaces selon le site considéré. Les pics d'incidence de la fièvre aphteuse dans les populations de bétail ne se produisent pas à la même saison sur tous les sites. Nous nous sommes efforcés d'identifier les processus et les déterminants épidémiologiques et écologiques gouvernant ces patrons de contacts et d'incidences.

L'occurrence de contacts inter-et intra-spécifiques étant intimement liée à l'utilisation de l'espace par les buffles et les vaches, nous avons exploré les processus et les déterminants qui gouvernent cette utilisation. Nous avons tenté de décrire comment la distribution des ressources (pâturage et eau) et des prédateurs déterminent les déplacements et les stationnements des bovins sauvages et domestiques dans le paysage. Ainsi, la distribution des ressources en eau diffère entre nos trois sites d'étude, deux d'entre eux ayant un cours d'eau permanent (fleuve Limpopo et rivière Mwenezi), alors que le troisième site ne dispose que de points d'eau dispersés dans le paysage et majoritairement alimentés artificiellement par des pompes. Nous avons également mis en évidence d'importantes différences entre sites en terme de répartition des potentielles ressources fourragères entre les différents espaces (protégé, rural, interface), grâce aux indices de NDVI calculés. Enfin, nos résultats suggèrent que

les processus de sélection de l'habitat par les ongulés sauvages et domestiques diffèrent selon que la pression de prédation est forte ou faible.

Nous nous sommes également intéressés aux processus et déterminants épidémiologiques à l'œuvre dans chacun de nos sites d'étude. Nous avons caractérisé les conséquences sérologiques de la vaccination appliquée seulement sur deux de nos trois sites d'études. Nous nous sommes également interrogés sur l'importance relative des deux voies de transmission interspécifiques possibles du virus aphteux, la voie directe et la voie environnementale dans chacun de nos sites d'étude.

Finalement, l'étude simultanée de sites contrastés en combinant des approches épidémiologiques et écologiques nous a permis d'identifier des situations dans lesquelles les risques de transmission de la fièvre aphteuse sont faibles et d'autres situations dans lesquels ces risques sont plus forts (figure 50). Ainsi, (i) une forte dispersion spatiale et une bonne répartition des ressources clefs pour les herbivores entre espaces protégés et ruraux, en particulier l'eau mais aussi les zones de pâturage, (ii) une pression de prédation forte limitant le recouvrement spatial entre les espèces sympatriques de proies et (iii) une pression anthropique relativement forte aux frontières des zones protégées qui génère suffisamment de 'perturbations' pour éloigner les populations sauvages des zones communales, semblent réduire les risques de transmission interspécifiques.

Ainsi une de nos conclusions, de notre étude, est que les risques sanitaires en général, et d'émergence en particulier, ne peuvent être prédits en s'appuyant uniquement sur des

approches corrélatives (ex. Ezenwa et al. 2007). En effet, seule la compréhension des processus en jeu nous permettront de développer des modèles de mécanismes capables de prédire ces différents risques liés à la coexistence d'espèces sauvages et domestiques (Keeling and Rohani 2002, LaDeau et al. 2011, Restif et al. 2012). Ce type d'approche pourrait s'avérer utile pour anticiper les conséquences sanitaires de différents chocs ou crises susceptibles d'affecter les systèmes socio-écologiques constitués par des aires protégées et leurs périphéries en Afrique comme (i) l'aggravation de la crise économique du pays s'accompagnant d'une pression anthropique accrue aux abords des zones protégées (Guerbois et al. submitted), (ii) le changement climatique entraînant une aridification des écosystèmes de savane (Giannini et al. 2008) ou (iii) la disparition des populations de grands carnivores dans ces

écosystèmes (Packer et al. 1991, Bauer 2008). Nous tentons dans les paragraphes qui suivent de dégager les implications de nos travaux dans la compréhension des processus écologiques et épidémiologiques qui gouvernent les transmissions interspécifiques de pathogènes. Nous identifierons également des pistes de recherche pour améliorer cette compréhension.

Processus et déterminants écologiques  
Comprendre l'occupation et l'utilisation de l'espace

La compréhension des processus qui gouvernent l'occupation et l'utilisation de l'habitat par deux populations sympatriques est cruciale pour prédire les risques de transmission interspécifique (Kilpatrick et al. 2009). Un très

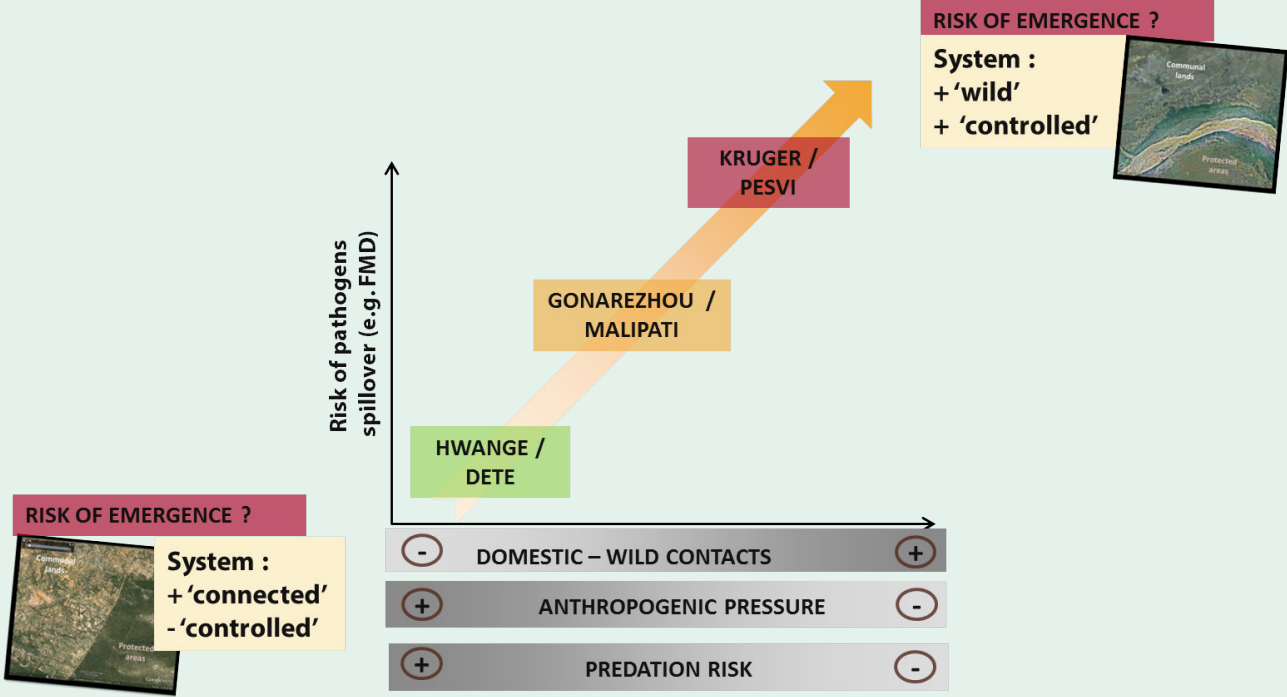


Figure 50 : Pathogens spillover between wild and domestic ungulates at the edge of protected areas according to factors studied in this thesis: anthropogenic pressure (estimated with the vegetation index -NDVI), predation risks (modulate the frequency of incursion of domestic ungulates in the protected areas) and domestic-wild contacts (estimated with telemetry protocols).



bon exemple de l'importance de ces processus est fourni par le cas de la transmission de la tuberculose bovine entre les blaireaux et le bétail au Royaume Uni. L'abattage d'une partie de la population de blaireaux, dans le but de contrôler le réservoir sauvage de la maladie, s'est traduit par une augmentation de la taille des domaines vitaux des blaireaux (Jenkins et al. 2007). Cet accroissement de la taille de domaines vitaux et de la mobilité des hôtes sauvages a établi un lien épidémiologique entre des troupeaux de bovins qui étaient auparavant isolés. Ainsi, l'abattage d'une partie de la population de blaireaux s'est traduit par un effet inverse à celui attendu, avec une augmentation des taux prévalences de la tuberculose dans certains troupeaux de bovins (Donnelly et al. 2006, Jenkins et al. 2007).

Dans le contexte africain étudié dans le cadre de ce doctorat, nous avons développé des protocoles pour estimer au mieux les contacts interspécifiques. Deux méthodes ont été utilisées pour caractériser ces interactions : (1) les matrices de contacts selon des fenêtres spatio-temporelles définies et (2) le recouvrement des aires de distribution. Cependant, une troisième méthode de quantification des interactions, plus ancrée dans la compréhension des mouvements d'animaux suivis pourrait être développée à l'aide des données GPS.

Les résultats de la **section 3** montrent que le déplacement des bovins ne semble pas être le fruit du hasard et qu'en particulier les zones à fortes valeurs nutritives semblent être sélectionnées, sous l'intégration de différentes contraintes (i.e. prédation, présence humaine) (Sinclair 1977, McNaughton 1985, Zengeya et al. 2012). Dans ce contexte, il s'agirait d'utiliser les méthodes de Resource Selection Function

(Boyce and McDonald 1999) ou K-select (Calenge et al. 2005) pour caractériser par des paramètres biophysiques (relief, végétation...) ou anthropiques (champs, barrières ...) des habitats sélectionnés ou contre-sélectionnés par les espèces étudiées. Ces méthodes consistent à comparer les fréquences observées d'utilisation de différents types d'habitats, au sein du domaine vital des individus, avec les fréquences d'utilisation attendues sous des hypothèses dites « nulles » (i.e. sans sélection, ni d'évitement). Elles permettraient d'identifier des types d'habitat fortement sélectionnés par deux populations animales. Ces types d'habitats pourraient présenter des conditions favorables aux transmissions interspécifiques. Qui plus est, dans des situations où plusieurs espèces d'une communauté sont suivies par des techniques de télémétrie, il serait sans doute possible de considérer la présence de prédateurs ou de compétiteurs comme des caractéristiques de l'habitat d'une espèce donnée. Bien que l'intégration de ces éléments mobiles aux analyses de sélection d'habitat présente d'importantes difficultés techniques (McLoughlin et al. 2010), il nous semble qu'elle permettrait une bien meilleure compréhension des processus qui gouvernent l'utilisation de l'espace.

Néanmoins, ce type d'analyses nécessite l'acquisition d'informations détaillées et à haute résolution spatiale sur les caractéristiques biophysiques du paysage (Lambin et al. 2010), qui sont difficilement accessibles dans certaines régions. Les images satellites peuvent dans une certaine mesure remédier à ces limitations. Cependant l'analyse du signal de télédétection nécessite des validations *in situ* pour attribuer au mieux des classes d'habitat aux unités spatiales (Curran 1985). Par ailleurs dans des régions

soumises à de fortes saisonnalités des conditions climatiques, il conviendrait de caractériser l'habitat de manière dynamique (McLoughlin et al. 2010).

La création de cartes du risque d'interactions, proxy de l'infection, augmenterait considérablement notre puissance d'analyse en nous permettant de passer d'une échelle individuelle à une échelle paysagère. Les zones et les périodes à risque de transmission d'une maladie pourraient alors être caractérisées et représentées (Brook and McLachlan 2009).

### Replacer les interactions épidémiologiques entre deux espèces dans le cadre de leurs communautés

Dans de nombreux systèmes épidémiologiques, les relations entre une espèce hôte et un pathogène sont influencées par d'autres composantes des communautés auxquelles ils appartiennent (e.g. LaDeau et al. 2011). Proffitt et coll. (2010), dans une étude sur la transmission de la brucellose entre les populations d'élan et de bison dans le parc national du Yellowstone, illustre l'intérêt d'appréhender les processus de transmissions interspécifiques de pathogènes de manière globale. En effet, cette étude montre que la réintroduction des loups pourrait limiter les recouvrements spatiaux entre élan et bison et ainsi limiter la transmission de la brucellose entre ces deux espèces.

Ce type de situation pourrait également se rencontrer dans le contexte africain de notre étude. En complément d'une approche centrée sur deux espèces d'hôtes (i.e. les vaches et les buffles) et d'un pathogène potentiellement partagé (le virus aphteux), nous nous sommes

efforcés de replacer notre étude dans un contexte plus large de la communauté animale. Nous avons ainsi considéré le rôle d'un prédateur, le lion, dans la modulation des interactions buffles-vaches. A l'instar de l'étude citée ci-dessus nos résultats suggèrent que la présence de prédateurs supérieurs dans le compartiment sauvage pourrait limiter les interactions entre vaches et buffles et ainsi limiter la transmission de pathogènes entre ces deux espèces.

L'investigation des processus de transmission interspécifique de la fièvre aphteuse, en adoptant un point de vue plus proche de l'écologie des communautés, pourrait être poursuivie en s'interrogeant sur l'existence dans les communautés d'ongulés sauvages et domestiques d'espèces capables d'établir un pont épidémiologique entre les buffles et les vaches, communément appelé en anglais '*bridge species*' (Caron et al. 2012b). En effet, les communautés d'ongulés occupant nos sites d'étude incluent des espèces telles l'impala, *Aepyceros melampus* le grand koudou, *Tragelaphus strepsiceros*, ou le phacochère commun, *Phacochoerus africanus*, identifiées dans la littérature comme potentiellement excrétrices de particules infectieuses de la fièvre aphteuse (Anderson et al. 1993, Bastos et al. 2000, Thomson et al. 2003, Vosloo et al. 2009). Le rôle de ces espèces nous semble particulièrement important à explorer dans des situations telles que celle du site de Dete-Hwange où malgré l'apparente inexistence de contacts potentiellement infectieux entre buffles et vaches, des transmissions du virus aphteux entre ces deux espèces semblent exister.

Nous avons également initié une approche plus globale du risque sanitaire en essayant d'évaluer l'influence de la diversité des hôtes sur les densités

de parasites, vecteurs de pathogènes (i.e. les tiques (**Figure 49.B**)). Ces approches à l'échelle des communautés sont encore très embryonnaires mais mériteraient d'être développées. En effet, cette étude ponctuelle pourrait être utilisée comme une étude préliminaire pour la mise en place d'un protocole, plus ambitieux, de suivi longitudinal des communautés de tiques aux abords des points d'eau. D'autre part, la compréhension des relations entre les caractéristiques des communautés des populations d'hôtes et de tiques nécessiterait la description de la communauté d'hôtes des stades immatures des tiques, tels que les petits mammifères, les oiseaux ou les reptiles (Walker et al., Zieger et al. 1998).

### *Des processus et déterminants sociologiques méconnus*

Nos travaux montrent qu'une approche uniquement centrée sur les déterminants écologiques ne suffit pas à comprendre les interactions entre les populations de bovins domestiques et sauvages et leurs conséquences épidémiologiques. En effet la multiplicité des patrons observés, (cf. paragraphes précédents), s'explique probablement en partie par des différences de stratégies des éleveurs dans la conduite de leurs troupeaux. Nos travaux ont montré que la perception par les éleveurs des maladies du bétail et du rôle épidémiologique joué par la faune variait en fonction du contexte socio-culturel (**section 2**). Mais la compréhension des pratiques et des processus de décision dans ce contexte particulier d'interface sauvage-domestique nécessiterait une étude anthropologique détaillée.

Dans notre contexte, une analyse approfondie

des règles, formelles et informelles, établies par les pouvoirs traditionnels et l'administration, ainsi que du contexte historique de la création des aires de conservation, seraient notamment indispensables afin de comprendre pleinement les mécanismes de l'utilisation de l'espace à ces interfaces.

De plus, appréhender les relations qui lient l'homme et l'animal domestique semble également être une étape importante. Après l'analyse de nos résultats, nous nous interrogeons sur les mécanismes (potentiellement compétitifs) qui existent entre l'homme et le bétail dans la lutte pour l'espace. En effet, les observations réalisées à l'interface Dete-Hwange sur les stratégies d'éloignement du bétail des zones de culture, au risque d'une exposition plus grande à la prédation, alimentent nos réflexions (Murwira 2012). Des études de coûts / bénéfices sur les stratégies d'élevage du bétail aux interfaces sauvages/domestiques sont encore largement sous documentées. Elles restent cependant cruciales pour appréhender les processus de diffusion des maladies dans ces zones hybrides.

### *Processus et déterminants épidémiologiques*

Nous avons choisi la fièvre aphteuse comme modèle biologique principal afin de décrire les mécanismes de transmission de pathogènes à l'interface sauvage/domestique. La circulation régulière du virus au sein des hôtes permet des événements de détection fréquents (Bruckner et al. 2004, Rweyemamu et al. 2008, Caron et al. 2010). Cependant, malgré le caractère historique de cette maladie, des éléments de son épidémiologie restent encore à découvrir dans les écosystèmes tropicaux (FAO/OIE 2012).

Par exemple, les incertitudes concernant les réactions immunologiques suite à l'infection par le virus aphteux, ainsi que sur la variabilité de la virulence des souches circulantes en Afrique australe, ont limité notre capacité à dégager des conclusions solides à partir de nos suivis sérologiques. D'autre part, notre étude s'est déroulée en conditions naturelles, et nous avons effectué ce choix afin de décrire au mieux les patrons et processus épidémiologiques en conditions réelles des interfaces sauvages/domestiques en Afrique australe. L'absence de protocoles expérimentaux n'a pas permis dans un certain nombre de cas de démontrer les liens de cause à effet pour les processus identifiés. Cependant, nos résultats permettent de formuler plusieurs hypothèses concernant les dynamiques épidémiologiques de la fièvre aphteuse dans le contexte des zones d'interfaces entre la faune sauvage et le bétail sympatrique en Afrique australe.

Deux résultats étaient assez inattendus. **Premièrement**, nous avons observé sur des pas de temps relativement courts (4 à 8 mois) de forts taux de pertes d'anticorps produits en réponse à une infection (i.e. anticorps détectés par le test NSP) (**Section 1 – Annexe 2**). Ces forts taux de réversion sérologique sont en contradiction avec les informations de la littérature qui suggèrent une persistance pendant plusieurs années des anticorps produits après une infection (**figure 10**) (Grubman and Baxt 2004, Paton et al. 2009, Charleston 2011). **Deuxièmement**, nous avons détecté des anticorps anti-aphteux chez des individus dans des zones du pays (i.e. pour la région de KAZA) où aucun foyer ne fût déclaré et où aucun symptôme ne fut détecté par les services vétérinaires. Ce résultat pourrait indiquer un défaut du système de surveillance

en place, mais il pourrait également indiquer une circulation silencieuse (e.g. asymptomatique) du virus (Kennedy et al. 1984b, Jori et al. 2012). Une telle circulation pourrait avoir des conséquences importantes sur l'optimisation des stratégies de contrôle à l'échelle du pays (Jori et al. 2009a).

La validité de ces deux résultats est supportée par la réalisation de tests issus de deux sources de diagnostics indépendantes (i.e. NSP et SATs).

Ces deux résultats poussent à une réflexion sur l'évolution des relations hôtes-parasites en situations endémiques. La vache et le buffle partagent des espaces et des parasites communs dans ces régions du monde depuis plusieurs décennies (Diamond 2002, Andersson and Cumming 2012). Les mécanismes co-évolutifs ont donc dû façonner les caractéristiques immunitaires des hôtes et les traits d'histoire de vie des pathogènes. Ces mécanismes pourraient avoir sélectionné des pathogènes peu virulents et des hôtes investissant peu dans les mécanismes de défense immunitaire irréversibles (Gandon et al. 2001) au profit de mécanismes de mémoire immunitaires moins coûteux et suffisants pour lutter contre des infections chroniques, peu sévères (Roitt et al. 2002, Schmid-Hempel 2003, Netea et al. 2011). Notons que dans un contexte de transmission environnementale et de virulence atténuée, les populations d'hôtes domestiques pourraient alors jouer le rôle de populations réservoirs secondaires de la maladie (i.e. individus porteurs du virus sans symptômes mais excréteurs). Ces éléments de discussion ont également des répercussions dans le contrôle de la diffusion du virus dans une région.

Une deuxième interrogation qui émane de nos travaux porte sur les modes de transmission du



virus aphteux. En effet, nos suivis télémétriques indiquent que les contacts directs entre buffles et vaches sont rares, notamment sur certains sites que nous avons étudiés, alors même que nos suivis sérologiques indiquent une circulation du virus aphteux au sein de toutes les populations de bovins domestiques suivies. Il est possible que certains des événements d'infections révélés par sérologie chez certaines populations de bétail suivies résultent de contacts non détectés avec des buffles ou avec d'autres populations de bovins dans lesquelles le virus circulait. Mais nos résultats suggèrent également que l'incidence sérologique de la fièvre aphteuse semble être associée à une fréquentation asynchrone d'espaces communs par les buffles et les vaches sur certains sites où les contacts directs sont très rares. Ce résultat suggère une possible transmission indirecte, via l'environnement, du virus aphteux des buffles aux bovins domestiques. Ces résultats sont relativement inattendus (**Annexe 1**). L'existence d'un tel mode de transmission indirect pourrait avoir des implications évolutives importantes sur le plan épidémiologique. En effet, une étude théorique récente (Roche et al. 2011) suggère que la possibilité pour un pathogène de se transmettre à la fois de manière directe et indirecte pourrait permettre la coexistence, évolutivement stable, de plusieurs souches ayant des niveaux de virulence différents au sein d'une même population. L'auteur fait d'ailleurs référence aux souches hautement et faiblement pathogènes des virus *influenza* qui coexistent au sein des populations d'oiseaux (Chen et al. 2005, Olsen et al. 2006). La transmission environnementale serait une stratégie plus prudente et permettrait la survie de souches faiblement virulentes. A l'inverse, une transmission directe serait associée à des souches plus virulentes.

Pour en revenir à notre contexte de transmission de la fièvre aphteuse entre populations sauvages et domestiques, nous savons que différentes souches de fièvre aphteuse circulent dans la population d'hôtes réservoirs (i.e. SAT1, SAT2 et SAT3 chez les buffles sauvages) (Thomson et al. 2003, Caron et al. 2012a). Étant donnée l'existence de cette diversité sérotypique, dont les virulences chez le bétail sont relativement inconnues, nous pouvons nous demander si le mode d'interactions, entre les populations de buffles et de vaches, influence de manière différentielle la transmission des souches du virus hébergées par la population réservoir. Certaines observations étayaient cette hypothèse. L'existence d'interactions directes sur le site de Pesvi-Kruger (**figure 21**) pourrait favoriser des souches virales relativement virulentes mais peu aptes à survivre dans l'environnement. Ceci pourrait expliquer la détection de potentiels symptômes (i.e. aphtes sur la langue) sur certains individus à l'interface Pesvi-Kruger lors de la campagne de prélèvements en juillet 2010. Par ailleurs comme indiqué précédemment, une campagne de vaccination été mise en place sur cette zone et à cette période. A l'inverse, des interactions uniquement indirectes sur le site de Dete-Hwange pourraient favoriser des souches faiblement virulentes mais capables de survivre dans l'environnement. Ceci pourrait expliquer qu'aucun symptôme ne fût détecté dans les populations de vaches sur le site de Dete-Hwange malgré une incidence sérologique et des incursions dans le parc non nulles en saison des pluies.

Tester ce type d'hypothèses nécessiterait une caractérisation des souches virales circulantes dans les populations de buffles et de vaches. Une possibilité serait d'utiliser des tests sérologiques

capables de différencier les sérotypes du virus aphteux. Les tests SATs que nous avons utilisés le permettraient mais ils présentent l'inconvénient de ne pas distinguer les anticorps vaccinaux des anticorps infectieux. L'application de la vaccination dans une des deux régions d'étude compliquerait donc l'interprétation de tels suivis sérologiques (i.e. à l'échelle du sérotype). Par conséquent, et en écho à la conclusion de la **section 1**, l'isolement des souches circulantes dans les populations de buffles et de vaches, sur les différentes interfaces, semble être une étape capitale pour la compréhension des voies de transmission des pathogènes à ces interfaces.

### *Le risque de transmission interspécifique est-il la seule composante du risque d'émergence?*

Nos travaux ont principalement porté sur le risque de débordement interspécifique d'un pathogène endémique. **Pour autant, ce risque se traduit-il par un risque d'émergence ?**

Deux étapes doivent être franchies pour entraîner l'émergence d'un pathogène dans une population (Childs et al. 2007, Caron et al. 2012b) :

(1) L'émergence du pathogène *sensu stricto* dans une population cible (i.e. population d'intérêt) par le débordement interspécifique depuis des populations non cible (Haydon et al. 2002).

(2) L'amplification de la phase épidémique dans la population cible impliquant une forte proportion d'hôtes sensibles disponibles. Cette disponibilité d'hôtes est assurée par de fortes densités dans la population.

Grâce aux analyses de réseaux, nous avons vu qu'il existait dans le contexte africain de notre doctorat, un lien fort entre niveau d'anthropisation d'un milieu, connectivité et risque de diffusion

d'un pathogène (**section 3**). Lorsqu'un pathogène, dont le mode de transmission est densité dépendant, est introduit au sein d'une population d'hôtes fortement connectée, il se diffuse extrêmement rapidement (McCallum et al. 2001). Ainsi un système fortement anthropisé mais avec de faibles interactions sauvages-domestiques (i.e. Dete-Hwange), qui est considéré comme faiblement à risque du point de vue du débordement des pathogènes (i.e. *spillover*), pourrait néanmoins devenir un site d'émergence après introduction d'un pathogène, même si les événements introductifs sont rares (**figure 50**).

A l'inverse, un système plus 'rustique' où les hôtes sauvages/domestiques partagent une grande partie de leur habitat et où la pression anthropique est faible (i.e. Pesvi-Kruger), ne représente pas forcément un risque plus important d'émergence. L'isolement et la faible connectivité (supposée) de telles populations ne permettent pas forcément l'amplification et la diffusion du pathogène au sein des populations domestiques même si l'introduction au sein de ces populations pourrait être plus fréquente (**figure 50**).

### *Modèles intégratifs des processus épidémiologiques : l'apport potentiel des modèles mécanistiques à la compréhension des dynamiques épidémiologiques*

Comme discuté dans les paragraphes précédents, l'évaluation des risques d'émergence et des risques sanitaires en général dans des contextes d'interface, nécessite d'intégrer les processus de transmission de pathogènes inter et intra-spécifiques (Choisy et al. 2007). Pour atteindre ce type d'objectif, il est particulièrement intéressant de conceptualiser les systèmes complexes étudiés sous forme de modèles (LaDeau et al.

2011, Restif et al. 2012). La **figure 51** présente un modèle de dynamique épidémiologique pour nos systèmes d'étude. Comme le montre la figure, les travaux présentés dans cette thèse permettent d'initier la paramétrisation de tels modèles. Notre suivi longitudinal des anticorps issus d'un événement infectieux (i.e. test NSP) fournit des informations sur les probabilités de transition de l'état 'sensible' à l'état 'infecté' ( $\lambda$  : force d'infection) et de l'état 'rétabli immunisé' à l'état 'susceptible'.

Les suivis télémétriques des buffles et des vaches permettent d'estimer une des composantes de la force d'infection, le taux de contact interspécifique. L'analyse du réseau des troupeaux de vaches nous informe sur une autre composante de la force d'infection qui est le taux de contact intra-spécifique dans la population de vaches. Enfin, le suivi sérologique longitudinal, avec les tests NSP et SATs, apporte des informations sur les probabilités de transitions de l'état 'sensible' à l'état 'rétabli immunisé' générées par la vaccination. Notons que nos approches empiriques aboutissent également à une description des variations de ces paramètres entre sites, selon les saisons et en fonction de déterminants tels que le type de distribution des ressources dans le paysage ou la pression de prédation. La **figure 51** permet également de représenter la complexité de tels patho-systèmes et de cibler les données manquantes avant d'aboutir à une caractérisation complète du système épidémiologique constitué par les populations de buffles et de bétail domestique. En particulier, les processus épidémiologiques au sein des populations de buffles sont encore largement méconnus.

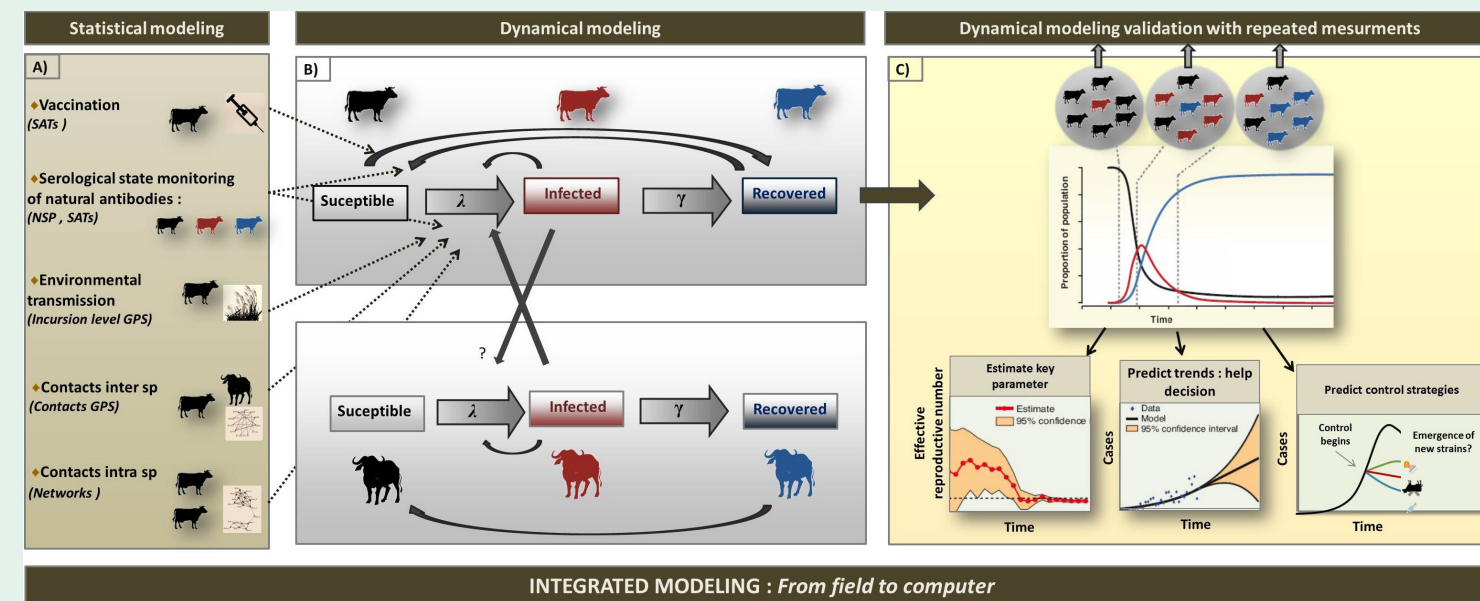
Dans une démarche plus rigoureuse, il conviendrait de valider les paramètres par des mesures empiriques. Cette étape nécessiterait

l'acquisition de données des dynamiques épidémiologiques (i.e. description de la distribution des individus d'une population dans les différents états épidémiologiques à différentes dates) indépendantes des données qui ont été utilisées pour estimer les paramètres du modèle afin d'éviter tout effet tautologique.

Une fois complètement paramétrés et validés, de tels modèles permettent de décrire la composition de la population par rapport au statut épidémiologique, à n'importe quelle date, ce qui autoriserait l'identification des périodes ou des sites d'épidémie, d'extinction ou d'endémisme (Haydon et al. 2004, Choisy et al. 2007). Ces modèles peuvent également être utilisés pour estimer des paramètres clés de l'épidémiologie du pathogène, tel que le  $R_0$  (Mishra et al. 2011). Des analyses de sensibilité peuvent enfin être conduites pour fournir des outils d'aide à la décision pour appréhender ou simuler des dynamiques épidémiologiques selon différents scénarios (ex. de changement climatique ou de modifications des territoires) (Mbah and Gilligan 2011, Van Kerkhove and Ferguson 2012).

### *L'apport des modèles statistiques à l'interprétation des données sérologiques*

Au cours de ce doctorat, nous nous sommes heurtés à la difficulté d'interprétation des données sérologiques. Une perspective importante de notre étude porte sur l'utilisation de modèles statistiques plus sophistiqués permettant de franchir cet obstacle. Dans cette perspective, un type de modèle statistique nous semble particulièrement intéressant. Il s'agit des modèles 'espace-états' (LaDeau et al. 2011). Ces modèles permettent simultanément d'estimer les paramètres qui gouvernent les transitions



**Figure 51 :** Integrated modeling from field to computer in eco-epidemiology (Lloyd-Smith et al. 2009). **Box (A)** shows how data were collected in the field and statistically modeled.

**Box (B)** shows the dynamical SIR modeling and how the information presented in **Box A** can be used to parameterize it (dotted arrows). One output of the SIR model is the description of the dynamics of three epidemiological compartments.

**Box (C)** Dynamical models allow evaluating key epidemiological parameters (e.g.  $R_0$ ). These models are also useful to predict future trends and help decision makers. Such predictions can be derived from sensitivity analyses on key parameters under different scenario. Finally these models are crucial to estimate the best control strategies to apply (vaccination, disease prevention or culling) and adapt surveillances strategies.



entre des états (en l'occurrence des états épidémiologiques) et les paramètres qui relient les observations aux états (Conn and Cooch 2009, McClintock et al. 2010, LaDeau et al. 2011). A partir des données dont nous disposons (i.e séquences de résultats sérologiques NSP et SATs), ces modèles pourraient être utilisés pour estimer les paramètres qui relient ces résultats aux états épidémiologiques réels (sensible, infecté, rétabli). Plus précisément, les paramètres de performance des tests et les paramètres qui gouvernent les transitions entre les états épidémiologiques pourraient être estimés (i.e. force d'infection, probabilités de séroconversion après infection ou vaccination, les probabilités de séro-réversion ) (Faustino et al. 2004, Conn & Cooch 2009 ; McClintock et al. 2010). Ce type de modélisation statistique semble être particulièrement intéressant pour l'étude des maladies au sud puisqu'il permet, en outre, le traitement de données de suivi incomplètes (Jennelle et al. 2007).

*La gestion des interfaces : espaces sauvages vs anthropiques : comment coexister ? Des clés pour gérer*

Nous avons vu au cours des sections précédentes les implications et les perspectives scientifiques de notre étude sur l'épidémiologie de la fièvre aphteuse dans des contextes de coexistence sauvage –domestique. Nous proposons à présent de discuter les implications pratiques de nos travaux en termes de surveillance et de contrôle sanitaire. Nous sommes conscients qu'une évaluation réellement pertinente de ces implications requerrait des compétences en gestion, en socio-économie et en sciences politiques qui dépassent largement les objectifs de cette thèse. Nous proposons néanmoins de



### Le contrôle de la fièvre aphteuse, en route vers l'éradication ?

Du fait de la crise économique majeure qui a frappé le Zimbabwe durant le début des années 2000, la capacité des services vétérinaires à maintenir un contrôle effectif de la fièvre aphteuse s'est grandement détériorée. A la faveur de l'embellie économique depuis 2 ans, les services vétérinaires du pays ont entrepris une révision de leur stratégie de gestion de la fièvre aphteuse, pour laquelle ils devraient bénéficier du soutien des institutions internationales telles que la FAO, l'OIE et la SADC (**encadré 7**). Dans ce contexte, nous proposons dans les paragraphes qui suivent quelques pistes de gestion issues de nos résultats de thèse qui pourraient faciliter l'adaptation des stratégies de contrôle à la situation actuelle des zones d'interfaces.

**Premièrement**, aux vus des résultats des **sections 1 et 2**, deux éléments concernant la vaccination peuvent être soulignés pour améliorer le contrôle de la fièvre aphteuse chez le bétail du Zimbabwe: (1) améliorer la couverture vaccinale des populations de bovins en contact avec les réservoirs sauvages qui est insuffisante dans certaines régions du pays (<30% ; **Annexe 2**) et (2) établir des cycles de vaccinations des populations de bétail particulièrement à risque

## ENCADRE 7 : LA GESTION DE LA FIEVRE APTHEUSE

### Point de vue de la FAO et de l'OIE (FAO/OIE 2012)

*'Les pays qui sont exempts du virus sont toujours menacés par l'occurrence d'un foyer dont les pertes associées s'estiment en milliards plutôt qu'en millions. La fièvre aphteuse est donc un obstacle majeur au commerce mondial d'animaux ou de produits d'origine animale. Cependant la fièvre aphteuse est plus qu'une maladie affectant le commerce international ou qu'une menace pour certains pays. Les conséquences dans les pays du sud sont sous-estimées. Les pays 'infectés' sont exclus du marché lucratif de l'exportation. La maladie a des effets négatifs locaux ou régionaux dans le commerce d'aliments d'origine animale. En conclusion, le développement économique à différentes échelles, du fermier à la chaîne de production urbaine, est affecté par ce virus. Il est reconnu que l'amélioration des stratégies de contrôle de la fièvre aphteuse promeut le contrôle d'autres maladies animales en améliorant les infrastructures vétérinaires et les pratiques d'élevage. Le programme de contrôle de la fièvre aphteuse s'insère dans le dispositif plus global de contrôle des maladies animales transfrontalières (GF-TADS). L'objectif principal est d'améliorer la production animale et la commercialisation dans les pays du sud pour atténuer la pauvreté. Les objectifs spécifiques passent par le renforcement des capacités des services vétérinaires et de leurs infrastructures. Pour aller vers une éradication de la maladie ou du moins vers un bon contrôle de sa dissémination 4 points ont été identifiés (i) avoir de bons laboratoires de diagnostic (ii) avoir des vaccins adaptés aux virus circulants dans la région (iii) avoir un système d'épidémiologie-surveillance bien adapté et (iv) enfin avoir des bon partenariats entre intérêts privés et publics.'*

### Point de vue de la SADC – Southern African Development Community.(Thomson. G. 2008)

<http://www.youtube.com/watch?v=9oH6wBIEZiU>

*L'éradication de la maladie irait de pair avec l'éradication de la population sauvage de buffles ce qui est impensable au jour d'aujourd'hui d'un point de vue économique, écologique et éthique. Ainsi une communauté d'acteurs, la SADC (Gestionnaires, Vétérinaires, chercheurs), souhaite un assouplissement de la législation liée à l'exportation de la viande de bœuf originaire de zones endémiques. Ils souhaitent pouvoir commencer hors des frontières d'un pays après un conditionnement spécifique des produits de viande bovine (retrait des os et manipulation du PH). Ces efforts de conditionnement assureraient, en effet, une absence du virus dans la viande. Selon la SADC cet assouplissement législatif permettrait une diminution de la pauvreté, une meilleure intégration des activités d'élevages de subsistance et une pérennité des efforts de conservation et des parcs transfrontaliers.*



dans les zones tampons en périphérie des régions endémiques (i.e. chaque 6 mois), zones tampons constituées par les interfaces entre espaces ruraux et conservés

**Deuxièmement**, les clôtures qui avaient été érigées dans le passé pour séparer les populations sauvages des populations domestiques sont aujourd'hui pour la majeure partie détruites et inefficaces. Bien qu'elles constituent un moyen de contrôle qui diminue significativement le risque de transmission de maladies de la faune au bétail (de Garine-Wichatitsky et al. *In press*), les clôtures sont également associées à des coûts d'entretien élevés, suite aux dégradations par les animaux ou par les populations humaines riveraines, qui en ont souvent une perception négative. Les analyses coût/bénéfices de la remise en place et d'entretien de telles clôtures remettent en question leur intérêt dans de nombreuses situations en Afrique australe (Ferguson and Hanks 2010).

**Troisièmement**, nos résultats suggèrent que la situation épidémiologique complexe de la fièvre aphteuse dans les zones d'interface, associant plusieurs hôtes (bovins domestiques, buffles réservoirs, autres espèces sauvages jouant potentiellement un rôle d'amplification), un mode de transmission direct (et potentiellement indirect), sont particulièrement propices au maintien de plusieurs souches différentes. De plus, les campagnes de vaccination appliquées depuis des décennies au Zimbabwe (cf. **encadré historique du pays**) pourraient influencer sur la sélection et l'évolution des souches du virus aphteux. On peut en effet se demander si l'utilisation de vaccins composés des 3 séro-types de la région (SAT 1 Bot 1/68 – SAT 2 Zim 5/81 – Zim 4/81 pour l'année d'étude) ne génèrent pas des

pressions de sélection favorisant l'émergence de nouvelles souches (cf. **paragraphe vaccination dans l'introduction**) (Levin et al. 1999). Des sérotypes peu fréquents dans cette région du monde, tel que le sérotype 0 déjà détecté en Afrique du Sud, pourraient alors émerger ou ré-émerger (Sangare et al. 2001, Bruckner et al. 2002). Ces pressions de sélection devraient être mieux prises en considération par les services de santé vétérinaire dans la définition des stratégies de contrôle (Mackinnon and Read 2004). Dans ce contexte, la caractérisation des souches du virus aphteux circulant dans différentes populations, à la fois de bétail et de faune, permettraient d'adapter de manière optimale les vaccins (Haydon et al. 2004).

**Finalement**, nous nous interrogeons sur l'adhésion des populations rurales aux mesures de contrôle dans ces contextes d'agriculture de subsistance à la périphérie des parcs nationaux. **Les motivations sont-elles suffisantes pour qu'un éleveur parcourt parfois de nombreux kilomètres à pied avec son troupeau pour participer à une session de vaccination ?** On peut en douter sachant (1) que le bétail ne développe que très peu de symptômes face aux virus ; (2) que la production de son cheptel semble peu touchée ; (3) que le commerce des produits du bétail est limité au marché local (i.e. prix bas) puisque les institutions internationales exercent de fortes pressions afin d'empêcher le commerce hors des frontières et finalement (4) que les soins les plus basiques ne sont souvent pas apportés à la population humaine. Un collaborateur souligne d'ailleurs qu'il existe au Zimbabwe un fort décalage entre le nombre de structures de santé animale déployées dans les villages en opposition aux structures de santé humaine (**annexe 4**).

Ce décalage met en lumière le passé économique du pays basé sur l'élevage de la viande bovine dans de grandes fermes commerciales. L'objectif des stratégies de contrôle de la fièvre aphteuse était alors de contenir la maladie dans certaines zones pour en protéger d'autres. La question de la définition de la population que l'on souhaite protéger se pose donc. Nous retrouvons fréquemment dans les publications d'auteurs, fortement impliqués sur ces thématiques d'interfaces et de conflit 'hommes-faune', des citations telles que : '**les avis et les besoins des populations locales sont ignorés ou survolés**'; '**Les priorités locales ne sont pas consultées**'; '**La voix des communautés est rarement entendue**' (Andersson et al. 2012, de Garine-Wichatitsky et al. 2012). Ce type de citation illustre les écarts qui existent entre enjeux locaux, nationaux et internationaux et la difficulté à concilier ces enjeux (Mukamuri et al. 2012).



## Améliorer les stratégies de surveillance ?

Nous avons vu, à travers ce doctorat, une méthode d'analyses permettant de prendre en compte l'incertitude autour des événements de détection avec l'utilisation des méthodes d'occupation des sites et de capture-recapture. Ainsi cette approche issue de l'écologie a déjà fait ses preuves dans l'estimation des densités de macro-parasites dans un milieu (**annexe 5**) mais elle pourrait également être extrêmement pertinente dans la détection de micro-parasites.

### *Les méthodes d'échantillonnage et d'analyse des données permettant de tenir compte l'incertitude*

Dans de nombreux pays du Sud, les capacités de diagnostics sont limitées et les données que l'on peut utiliser pour la surveillance épidémiologique sont parcellaires. L'incertitude qui en résulte détériore les performances des systèmes de surveillance (Vergne 2012). Une optimisation des méthodes d'échantillonnage et d'analyse des données pour dans contextes pourrait améliorer ces performances (Mc Clintock 2010). En effet des méthodes telles que les modèles d'occupation des sites' utilisées dans ce doctorat dans la **section 4** (Mackenzie and Royle. 2005), pour décrire l'occupation et la densité des tiques autour des points d'eau, pourraient être adaptées à des questions de présence de pathogène au sein d'unités épidémiologiques telles que les troupeaux. Ces méthodes permettraient de décrire l'état épidémiologique d'une population tout en prenant en compte la détectabilité des pathogènes. Elles pourraient par exemple être utilisées pour décrire la prévalence d'un pathogène à l'échelle des troupeaux. On pourrait, en effet, mettre au point un suivi longitudinal sur



un certain nombre de troupeaux. A des intervalles de temps réguliers et dans chaque troupeau, un certain nombre d'individus (pas nécessairement l'ensemble du troupeau et pas forcément les mêmes individus à chaque session) serait testé pour détecter le pathogène recherché. Pour une session donnée, chaque individu représenterait alors une possibilité de détection du pathogène. Chaque individu testé constituerait une répétition de la tentative de détection. L'analyse des données générées par ce type de protocole par les modèles de type 'occupation des sites' permettrait d'estimer la probabilité de présence du pathogène dans un troupeau (i.e. la prévalence à l'échelle troupeau) ainsi que la probabilité de détection du pathogène sur un animal si le pathogène est présent dans le troupeau. Notons, que pour un test dont la sensibilité et la spécificité sont bonnes, cette probabilité de détection pourrait être interprétée comme une prévalence intra-troupeau. Si ce type de protocole est répété à des intervalles de temps réguliers, ces modèles sont capables d'estimer les paramètres des dynamiques épidémiologiques des unités épidémiologiques considérées (i.e. les troupeaux dans notre exemple), c'est à dire les probabilités de colonisation et d'extinction locale du pathogène. De plus, la sélection des troupeaux-éleveurs à inclure dans ce type de suivi longitudinal pourrait s'appuyer sur les analyses de réseaux détaillées dans la **section 3**. L'identification de stratégies d'élevage communes et la simplification des réseaux d'éleveurs par la méthode de 'blockmodelling' permettraient en effet de sélectionner des troupeaux contrastés du point de vue des contacts avec les autres troupeaux (**section 3**). D'une manière plus générale, de telles méthodes d'échantillonnage et d'analyse des données permettent de décrire rigoureusement l'état épidémiologique d'une

population sans recourir à un échantillonnage exhaustif d'une population. Elles seraient ainsi très utiles dans le contexte des pays du Sud où les moyens alloués à la surveillance sont limités.



### ***S'appuyer sur la surveillance des maladies endémiques pour améliorer la détection d'évènements émergents***

Un aspect particulièrement épineux de la surveillance des risques d'émergence est qu'elle porte sur des événements rares. Il s'agit donc, la plupart du temps, de surveiller un événement qui se produira éventuellement dans le futur (Cleaveland et al. 2007). Il semble pertinent de concentrer les efforts de surveillance sur l'existant afin d'appréhender au mieux des phénomènes inconnus tels que les événements d'émergence (Halliday et al. 2012).

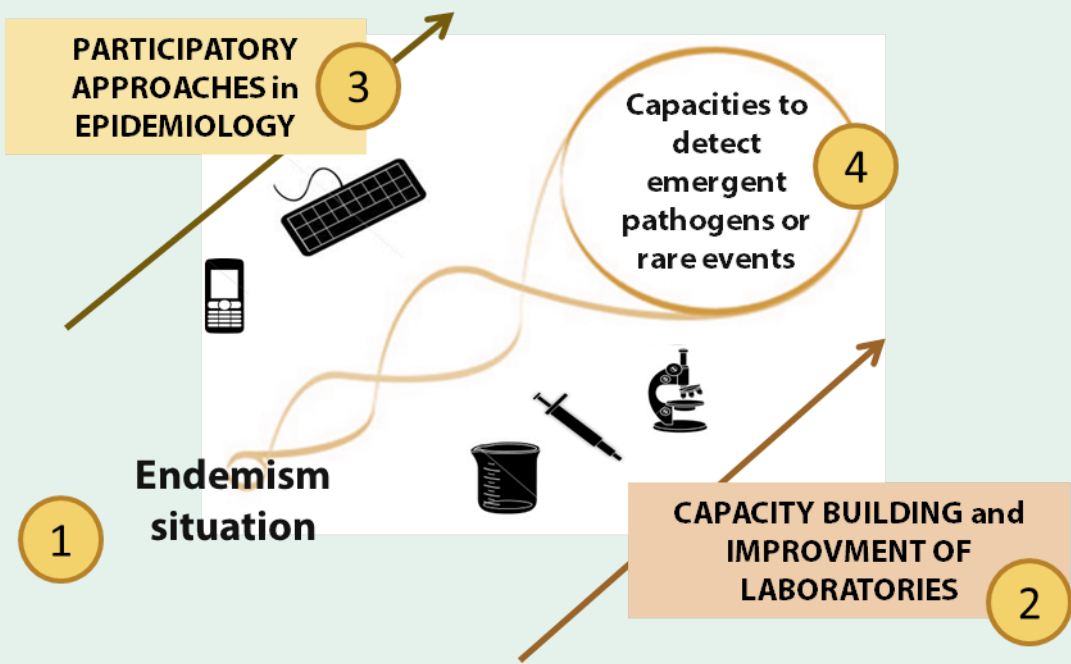
En effet, travailler sur des situations endémiques, tel qu'il nous a été permis de faire avec la fièvre aphteuse, permet d'identifier les failles et les besoins d'un système de surveillance au moins à deux niveaux. **Premièrement**, les failles dans la transmission de l'information dans la chaîne de communication d'un foyer peuvent être décryptées (i.e. de l'éleveur, aux services vétérinaires, au ministère de la santé jusqu'aux institutions internationales). **Deuxièmement**, ce

travail à partir de l'existant permet d'augmenter les capacités des laboratoires afin que ces derniers puissent gagner en autonomie et en reconnaissance internationale. Ce renforcement des capacités doit être fortement soutenu par les institutions internationales comme la FAO, l'OIE, la WHO et la Banque mondiale. Tous ces éléments agglomérés permettront d'acquérir les compétences nécessaires à la détection précoce de pathogènes émergents dans les populations (animales et humaines) et ainsi de limiter leurs propagations (**figure 52**).

### ***Les méthodes participatives***

Des méthodes de plus en plus sophistiquées parviennent à identifier les zones d'émergence

ou de circulation de pathogènes (i.e satellites (Beck et al. 2000, Bouyer et al. 2006) et internet (Scarpino et al. 2012)). Cependant, la détection des pathogènes à l'échelle locale par les services de santé ne se développe pas aussi rapidement (Halliday et al. 2012). Les capacités de détection et d'analyses biologiques de certains laboratoires, notamment au sud, sont souvent limitées. Afin de remédier aux manques de moyens, des méthodes participatives de diagnostic sont de plus en plus souvent mises en place. La technologie du téléphone mobile, qui a été adoptée comme moyen de communication par toutes les strates de la population mondiale en moins de 20 ans (Boretos 2007), devient un excellent vecteur d'informations, y compris dans les pays en développement. Ainsi l'Open Mobile Consortium (OMC) permet via de nombreuses



**Figure 52 : Improvement of surveillance strategies in southern countries**  
**(1)** Build knowledge on endemic situation, detect gaps, identify needs in term of formation and materials **(2)** Promote capacity building with help of international institutions (FAO, OIE, World Bank, WHO); **(3)** improve the participatory approaches using new technologies (cell phone and internet) and **(4)** Benefit from laboratory capacities to do early detection and detect emergent pathogens

applications (ex : Frontline SMS, Nokia Data, Epi Surveyor) de partager des informations sanitaires 'en libre accès' et sous des nomenclatures standardisées (**figure 52**) (Aanensen et al. 2009). Cette surveillance participative mobile, qui peut être appliquée à des contextes ruraux, pourrait permettre l'amélioration des stratégies de surveillance des maladies dans les pays du sud (Robertson et al. 2010, Lin and Heffernan 2011).

### Améliorer l'aménagement du territoire pour limiter les interactions sauvages-domestiques?

#### Les contacts entre espèces sauvages et domestiques sont-ils évitables?

La tendance observée en Afrique australe suggère que les interactions entre animaux sauvages et domestiques ne sont pas sur le point de diminuer. En effet, la connectivité accrue des aires de conservation par la création des parcs transfrontaliers façonne des mosaïques de paysages où hommes et nature coexistent de plus en plus. Du point de vue de l'éleveur, la faune sauvage est une source de perturbations avec des retombées économiques quasi nulles voire négatives dans les écosystèmes d'étude (Guerbois 2012). Cependant les représentations de la nature, pour les populations vivant à la périphérie des aires protégées, apparaissent plus complexes que ce qu'il n'y paraît aux premiers abords (Mukamuri et al. 2012). Des études récentes montrent que les populations humaines locales ont une représentation des espèces sauvages plutôt positives, intégrant un capital symbolique et évoquant des repères patrimoniaux liés à ces espèces (Guerbois 2012). La coexistence semble donc possible dans ces territoires où la faune sauvage fait partie du paysage et où la tolérance à son égard paraît forte. A l'inverse des pays du nord, où certaines

réintroductions d'espèces sauvages provoquent un véritable paysage de la peur chez les hommes vivant au contact de ces espèces emblématiques telles que le loup ou l'ours (Garrić 2012b). Dans ces territoires, où les hommes semblent avoir perdu les liens qui les unissaient au monde sauvage, les réintroductions entraînent de vrais problèmes de gouvernance entre état, éleveurs et associations de préservation de la nature (Garrić 2012a).

Tandis qu'en Afrique subsaharienne, 330 millions de jeunes seront actifs en 2025 et vivront pour les deux tiers dans des zones rurales (Losch 2012) proches, pour une partie, des zones de conservation. Dans la perspective d'une augmentation et d'une intensification des zones d'interactions sauvages/domestiques, nous nous proposons pour conclure cette discussion quelques mesures de gestion, fondée sur la manipulation des ressources et l'aménagement des interfaces qui permettraient de diminuer les interactions entre animaux sauvages-domestiques, et les conséquences négatives qui en résultent.

#### Comment concilier des objectifs de conservation (i.e. ouverture des milieux par les parcs transfrontaliers et survie des populations sauvages) et des objectifs de développement des populations au sud (i.e. diminution des risques sanitaires et amélioration des conditions de l'élevage)?

Il est important de conserver à l'esprit que nous nous plaçons dans un pays en crise économique et politique où les moyens à investir pour l'aménagement du territoire à l'échelle rurale sont extrêmement limités.

Deux éléments majeurs de l'environnement ressortent de nos résultats comme facteurs d'interactions sauvages/domestiques : (1) l'eau

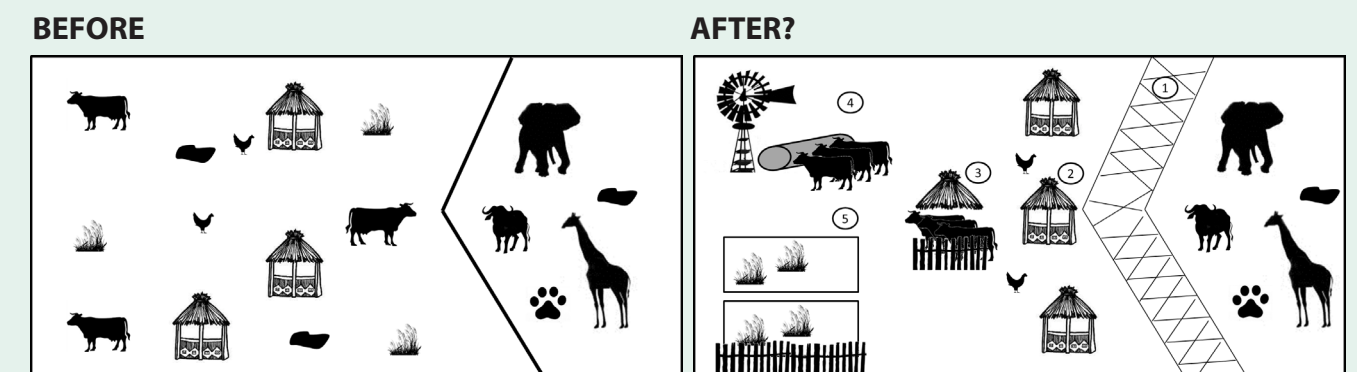
et (2) les zones de pâturage.

Ces conclusions, certes triviales, mettent en évidence l'importance de ces deux éléments clés dans l'équilibre des écosystèmes africains. L'accès aux ressources pour le pastoralisme cristallise de nombreux conflits géopolitiques sur le continent. Le canal inachevé de Jonglei au sud Soudan en est un bon exemple (Littell 2011). L'objectif était d'augmenter le débit du Nil en asséchant les marécages du Sudd. Ce canal bouleversa les conditions du pastoralisme et fut l'un des facteurs déclencheurs de la guerre en 1983. Même inachevé, le canal reste un problème majeur. Le bétail se noie en le traversant. Fait plus grave, il bloque l'écoulement des eaux en saison des pluies, modifie la répartition historique de l'accès à l'eau et entraîne des conflits tribaux meurtriers pour l'accès aux zones d'abreuvement en saison sèche.

Ainsi avec toutes les précautions possibles, nous proposons cinq idées pour diminuer

les interactions sauvages/domestiques à la périphérie des parcs nationaux et améliorer l'accès aux ressources pour les populations domestiques (**figure 53**).

1. Nous pensons qu'un espace doit délimiter les espaces sauvages et anthropiques ; un espace non attractif, sans ressources, tel qu'une surface bétonnée avec des éléments contraignant le passage d'un compartiment à l'autre (Bengis et al. 2002). La notion de risque doit être associée aux incursions dans un espace non réservé.
2. Appliquer une pression anthropique raisonnable à la proche périphérie de la frontière pour créer un effet 'perturbation' et induire un effet 'évitement' (Erb et al. 2012, Silva-Rodriguez and Sieving 2012).
3. Confiner le bétail la nuit dans une partie de l'espace communal distant de la frontière du parc. Ce confinement pourrait être mutualisé entre éleveurs pour augmenter les efforts de surveillance. Les zones de confinement pourraient intégrer un toit afin de diminuer les



**Figure 53 :** Land management possibilities at the periphery of national parks : (1) create open spaces without resource (like tyre road) between national park and communal lands with difficulties to cross for species, (2) maintain anthropogenic pressure at the border of national parks to create a disturbance effect, (3) confine domestic animals after the household with top protection to decrease the risk of predation, (4) build water through with pumped water not accessible for wild herbivores and (5) fallow lands and spreading in confined community lands. In the case of a river separating the wild and domestic lands, the problem is more complex but the construction of boreholes and barrier around lands could to decrease the dependence to key strategic water points. Symmetrically, the construction of a matrix of pumped water holes inside the national park could considerably decrease the contacts between wild and domestic animals



risques de prédation (Ogada et al. 2003, Kgathi et al. 2012).

4. Le nombre de puits à la périphérie devrait être plus important. Des auges pourraient être construites. Leurs alimentations en eau à l'aide de pompes diminueraient leur attractivité pour les herbivores sauvages. L'eau ne serait disponible que suite à un pompage.

5. La mutualisation et la mise en jachère de certaines terres permettraient d'augmenter la productivité des zones de pâturage (Baudron et al. 2012). Ainsi on pourrait basculer d'un élevage de subsistance totalement extensif, mais face à des ressources extrêmement limitées, vers un élevage de subsistance extensif mais dont les forces de surveillance, de protection et d'amélioration pourraient être mutualisées et gérées à l'échelle de la communauté (i.e du village) et non de l'éleveur.

L'ensemble de ces propositions nécessite naturellement des analyses approfondies de coûts/bénéfices et des conséquences de telles actions de gestions, notamment sur l'acceptabilité par les populations locales de ces modifications de modes de vie. Cependant des études pilotes pourraient être mises en place sur le terrain afin d'évaluer leurs efficacités. Notons que ces orientations sont dans la même mouvance que celles préconisées par l'ONG WWF (**World Wildlife Fund**) dans leur manuel de gestion des conflits hommes-faune (WWF 2005).

Finalement, **nous souhaitons insister sur le fait que la diminution de la pauvreté aux marges des zones de conservations semble être une condition sine qua non pour améliorer la coexistence sauvage / domestique** (McMichael 2004). Utopie ou réalisme ? La réponse dépasse des conclusions scientifiques et se rapproche de

considérations politiques que nous ne sommes pas en mesure de commenter dans ce doctorat.

### Protéger pour se protéger ?

Notre cadre de recherche aura tenté d'apporter des éléments de réflexion aux débats scientifiques actuels sur la conservation de la biodiversité (Balmford et al. 2002, Bellard et al. 2012). Nos réflexions, axées sous un angle épidémiologique, soulignent les bienfaits potentiels d'écosystèmes diversifiés principalement sur deux points. Premièrement, le maintien dans la chaîne alimentaire des niveaux trophiques supérieurs tels que les grands prédateurs qui semble réduire les contacts entre ongulés sauvages et domestiques. Selon nos hypothèses et conclusions, la prédation permettrait de moduler les incursions domestiques dans le compartiment sauvage (Proffitt et al. 2010). Indirectement la prédation modulerait ainsi la coexistence d'espèces compétitrices. Deuxièmement, une communauté d'hôtes diversifiée semble réduire la charge parasitaire d'un milieu. La diversité des hôtes engendrerait un potentiel effet dilution qui réduirait l'abondance des macro-parasites et par conséquent le risque infectieux associés. Notre étude apporte ainsi des éléments de discussion sur le paradigme de la dernière décennie 'protéger les écosystèmes pour protéger la santé des populations humaines et animales' (Keesing et al. 2010, Roche et al. 2012). Ce dernier est naturellement soumis à controverse particulièrement pour l'intérêt qu'il suscite dans les médias ou chez les bailleurs de fonds (Randolph and Dobson 2012).

Cependant, malgré le manque de répétabilité de nos mesures et le caractère exploratoire de nos analyses, nous ne pouvons que souligner la pertinence d'un raisonnement de ce type d'un

point de vue éthique. Paradigme qui prône les vertus d'un monde complexe et diversifié. Même si la notion d'équilibre pour un écosystème est discutable puisque ce dernier est toujours, par nature, soumis à des perturbations (Folke 2006). L'altération des chaînes trophiques accompagnées d'une crise d'extinction et d'une démographie humaine galopante auront fortement modifié les pressions de sélection sur les hôtes et les parasites lors des dernières décennies. Les perturbations de ces équilibres entre hôtes et parasites s'opérant sur des échelles de temps courtes pourraient mettre en péril des mécanismes adaptatifs (Dunn et al. 2009). Ainsi une réflexion parcimonieuse préconisant une diminution des pressions anthropiques sur les écosystèmes paraît sensée dans une perspective co-évolutive des relations entre hôtes et pathogènes.



© Martin Bureau

## PERSPECTIVES

---



# De l'éco-épidémiologie vers une approche 'un monde, une santé'?

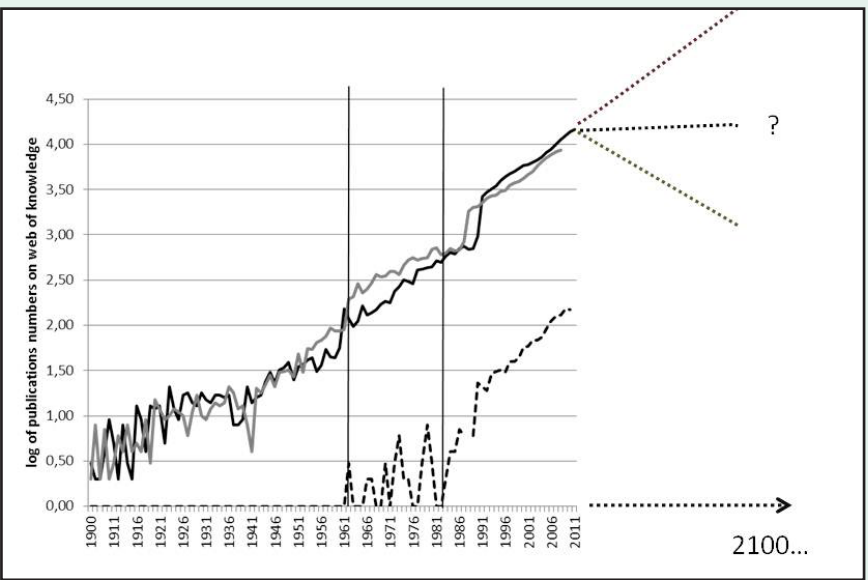
Nous avons introduit ce doctorat avec une volonté forte d'afficher le besoin de concilier des approches épidémiologiques et écologiques dans l'étude des maladies infectieuses.

Nous espérons avoir apporté la réflexion, les résultats et les argumentaires nécessaires pour justifier cette intégration entre les deux disciplines.

Nous irons peut-être plus loin dans cette direction en approuvant pleinement l'initiative qui a vu le jour, il y a quelques années, autour du concept 'un monde, une santé' (Karesh et al. 2002, Zinsstag et al. 2010). Cette initiative souhaite améliorer les liens entre santé et environnement en intégrant pleinement la santé humaine et vétérinaire. L'un des enjeux de la pluridisciplinarité du 21<sup>ème</sup> siècle portera certainement sur la nécessité de partager un langage commun afin d'échanger aux mieux les compétences entre disciplines. La valorisation de ce type d'études sera également un enjeu scientifique majeur, trouver la concision quand les variables s'accumulent est un défi important. De plus, les éditeurs de revues et les lecteurs devront être prêts à lire des études de plus en plus éclectiques (Daszak et al. 2012).

## Et demain ?

Enfin pour conclure ce manuscrit, nous souhaitons revenir sur notre première figure qui montre un nombre d'articles publiés croissant au fil des ans. Nous nous interrogeons sur l'évolution de cette courbe pour les années à venir ? Allons-nous être noyés par les informations ? Le mouvement récent Slow Science permet de réfléchir à un système qui semble s'emballer (1999, Alleva 2006). Faut-il privilégier la qualité ou la quantité... L'innovation ou la répétition ?... Et si la recherche sans application ou la recherche pour le développement n'était pas une perte de temps ? Devraient-elles s'abstraire



# EPILOGUE

Pandore fut créée sur l'ordre de Zeus qui voulait se venger des hommes pour le vol du feu par Prométhée. Elle fut ainsi fabriquée dans de l'argile et de l'eau par Héphaïstos ; Athéna lui donna ensuite la vie, lui apprit l'habileté manuelle (elle lui apprit entre autres l'art de la persuasion) ; enfin Héra lui donna la curiosité et la jalousie.

Zeus offrit la main de Pandore à Épiméthée, frère de Prométhée. Bien qu'il eût promis à Prométhée de refuser les cadeaux venant de Zeus, Épiméthée accepta Pandore. Pandore apporta dans ses bagages une boîte mystérieuse que Zeus lui interdit d'ouvrir. Celle-ci contenait tous les maux de l'humanité, notamment la Vieillesse, la Maladie, la Guerre, la Famine, la Misère, la Folie, le Vice, la Tromperie, la Passion, ainsi que l'Espérance.

Une fois installée comme épouse, Pandore céda à la curiosité qu'Héra lui avait donnée et ouvrit la boîte, libérant ainsi les maux qui y étaient contenus. Elle voulut refermer la boîte pour les retenir, il était hélas trop tard ! Seule l'Espérance, plus lente à réagir, y resta enfermée.



L'ouverture des milieux sauvages, face à une pression anthropique de plus en plus forte, aura-t-elle pour effets ceux mythifiés par l'ouverture de la boîte de Pandore ? Sommes-nous en train d'assister à la libération des maladies, à la guerre contre les espèces sauvages pour finalement exacerber la misère humaine ?

# BIBLIOGRAPHIE



1999. Science told to slow down and let ethics debates catch up. *Nature* 399:12-12.

# A

**Aanensen**, D. M., D. M. Huntley, E. J. Feil, F. a. al-Own, and B. G. Spratt. 2009. EpiCollect: Linking Smartphones to Web Applications for Epidemiology, Ecology and Community Data Collection. *PloS One* 4.

**Aaron**, L., D. Saadoun, I. Calatroni, O. Launay, N. Memain, V. Vincent, G. Marchal, B. Dupont, O. Bouchaud, D. Valeyre, and O. Lortholary. 2004. Tuberculosis in HIV-infected patients: a comprehensive review. *Clinical Microbiological Infections* 10:388-398.

**Adams**, M. J., N. D. Chelgren, D. Reinitz, R. A. Cole, L. J. Rachowicz, S. Galvan, B. McCreary, C. A. Pearl, L. L. Bailey, J. Bettaso, E. L. Bull, and M. Leu. 2010. Using occupancy models to understand the distribution of an amphibian pathogen, *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Ecological Applications* 20:289-302.

**Agnew**, P., J. C. Koella, and Y. Michalakakis. 2000. Host life history responses to parasitism. *Microbes and Infection* 2:891-896.

**Allan**, B. F., F. Keesing, and R. S. Ostfeld. 2003. Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology* 17:267-272.

**Alleva**, L. 2006. Taking time to savour the rewards of slow science. *Nature* 443:271-271.

**Anderson**, E. C., C. Foggin, M. Atkinson, K. J. Sorensen, R. L. Madekurozva, and J. Nqindi. 1993. The role of wild animals, other than buffalo, in the current epidemiology of foot-and-mouth disease in Zimbabwe. *Epidemiol Infect* 111:559-563.

**Anderson**, R. M. and R. M. May. 1991. Infectious diseases of humans. Dynamics and control, Oxford University Press.

**Andersson**, J. A. and D. H. M. Cumming. 2012. Defining the edge : boundary formation and TFCAs in Southern Africa. in J. A. Routledge eds. Anderson, de Garine-Wichatitsky, M, Cumming, D. H. M. , Dzingirai, V. , Giller, K. E. , editor. Transfrontier conservation areas : people living onthe edge.

**Andersson**, J. A., V. Dzingirai, and D. H. M. Cumming. 2012. TFCAs and the invisible peoples. in J. A. Routledge eds. Anderson, de Garine-Wichatitsky, M, Cumming, D. H. M. , Dzingirai, V. , Giller, K. E. , editor. Transfrontier conservation areas : people living onthe edge.

**Anonymous**. 2012. Global Warming Punched Up Some 2011 Extremes. *Science* 337:276-276.

**Anyamba**, A., K. L. Linthicum, J. Small, S. C. Britch, E. Pak, S. de La Rocque, P. Formenty, A. W. Hightower, R. F. Breiman, J.-C. Chretien, C. J. Tucker, D. Schnabel, R. Sang, K. Haagsma, M. Latham, H. B. Lewandowski, S. O. Magdi, M. A. Mohamed, P. M. Nguku, J.-M. Reynes, and R. Dwanopoel. 2010. Prediction, assessment of the Rift Valley Fever activity in East and Southern Africa 2006-2008 and possible vector control strategies. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 83:43-51.

**Apanius**, V. 1998. Stress and immune defense. Pages 133-153 in A. P. Moller, M. Milinski, and P. J. B. Slater, editors. *Stress and Behavior*.

**Arzt**, J., B. Baxt, M. J. Grubman, T. Jackson, N. Juleff, J. Rhyan, E. Rieder, R. Waters, and L. L. Rodriguez. 2011. The Pathogenesis of Foot-and-Mouth Disease II: Viral Pathways in Swine, Small Ruminants, and Wildlife; Myotropism, Chronic Syndromes, and Molecular Virus-Host Interactions. *Transboundary and Emerging Diseases* 58:305-326.

**Aufreiter**, S., W. C. Mahaney, M. W. Milner, M. A. Huffman, R. G. V. Hancock, M. Wink, and M. Reich. 2001. Mineralogical and chemical interactions of soils eaten by chimpanzees of the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *J Chem Ecol* 27:285-311.

**Ayebazibwe**, C., F. N. Mwiine, K. Tjornehoj, S. N. Balinda, V. B. Muwanika, A. R. A. Okurut, G. J. Belsham, P. Normann, H. R. Siegismund, and S. Alexandersen. 2010. The role of African buffalos (*syncerus caffer*) in the maintenance of foot-and-mouth disease in Uganda. *BMC Veterinary Research* 6.

# B

**Bailey**, L. L., T. R. Simons, and K. H. Pollock. 2004. Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14(3):692-702.

**Balmford**, A., A. Bruner, P. Cooper, R. Costanza, S. Farber, R. E. Green, M. Jenkins, P. Jefferiss, V. Jessamy, J. Madden, K. Munro, N. Myers, S. Naeem, J. Paavola, M. Rayment, S. Rosendo, J. Roughgarden, K. Trumper, and R. K. Turner. 2002. Ecology - Economic reasons for conserving wild nature. *Science* 297:950-953.

**Barrett**, A. and T. Monath. 2003. Epidemiology and ecology of yellow fever virus. *Advances in Virus Research* 61:291-315.

**Bartlett**, M. S. 1957. Measles periodicity and community size. *Journal of the Royal Statistical Society Series a-General* 120:48-70.

**Bastos**, A. D. S., C. I. Boshoff, D. F. Keet, R. G. Bengis, and G. R. Thomson. 2000. Natural transmission of foot-and-mouth disease virus between African buffalo (*Syncerus caffer*) and impala (*Aepyceros melampus*) in the Kruger National Park, South Africa. *Epidemiol Infect* 124:591-598.

**Baudron**, F., M. Corbeels, J. A. Andersson, M. Sibanda, and K. E. Giller. 2011. Delineating the drivers of waning wildlife habitat: The predominance of cotton farming on the fringe of protected areas in the Mid-Zambezi Valley, Zimbabwe. *Biological Conservation*.

**Baudron**, F., P. Tittone, M. Corbeels, P. Letourmy, and K. E. Giller. 2012. Comparative performance of conservation agriculture and current smallholder farming practices in semi-arid Zimbabwe. *Field Crops Research* 132:117-128.

**Bauer**, H. 2008. Synthesis of threats, distribution and status of the lion from the two lion conservation strategies. pp. 13-28. Institute of Environmental Sciences (CML), Leiden University,

- Leiden. In: B. Croes, R. Buij, H. de longh and H. Bauer (eds), Management and conservation of large carnivores in west and central Africa.
- Beck, L. R., B. M. Lobitz, and B. L. Wood. 2000. Remote sensing and human health: New sensors and new opportunities. *Emerging Infectious Diseases* 6:217-227.
- Begon, M. 2008. Effects of host diversity on disease dynamics, *Infectious Disease Ecology: Effects of Ecosystems on Disease and of Disease on Ecosystems* (Eds Ostfeld, R.S., Keesing, F. & Eviner, V.). Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, and F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett* 15:365-377.
- Bengis, R. G., R. A. Kock, and J. Fisher. 2002. Infectious animal diseases: the wildlife/livestock interface. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 21:53-65.
- Benhamou, S. and D. Cornelis. 2010. Incorporating movements behaviors and barriers to improve Kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353-1360.
- Black, F. L. 1966. Measles endemicity in insular populations - critical community size and its evolutionary implication. *J Theor Biol* 11:207-&.
- Boretos, G. P. 2007. The future of the mobile phone business. *Technological Forecasting and Social Change* 74:331-340.
- Bouyer, J., L. Guerrini, M. Desquesnes, S. de la Rocque, and D. Cuisance. 2006. Mapping African Animal Trypanosomosis risk from the sky. *Veterinary Research* 37:633-645.
- Boyce, M. S. and L. L. McDonald. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution* 14:268-272.
- Brahmbhatt, D. P., G. T. Fosgate, E. Dyason, C. M. Budke, B. Gummow, F. Jori, M. P. Ward, and R. Srinivasan. 2012. Contacts between domestic livestock and wildlife at the Kruger National Park Interface of the Republic of South Africa. *Preventive Veterinary Medicine* 103:16-21.
- Brandes, U. 2008. On variants of shortest-path betweenness centrality and their generic computation. *Social Networks* 30:136-145.
- Broecker, W. S. 1975. Climatic change -are we on brink of pronounced global warming. *Science* 189:460-463.
- Brook, R. K. and S. M. McLachlan. 2009. Transdisciplinary habitat models for elk and cattle as a proxy for bovine tuberculosis transmission risk. *Preventive Veterinary Medicine* 91:197-208.
- Brown, J. K. M. and M. S. Hovmoller. 2002. Epidemiology - Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease. *Science* 297:537-541.
- Bruckner, G. K., W. Vosloo, M. Cloete, B. Dungu, and B. J. Du Plessis. 2004. Foot-and-mouth disease control using vaccination: South African experience. *Developmental Biology* 119:51-62.
- Bruckner, G. K., W. Vosloo, B. J. Du Plessis, P. E. Kloeck, L. Connaway, M. D. Ekron, D. B. Weaver, C. J. Dickason, F. J. Schreuder, T. Marais, and M. E. Mogajane. 2002. Foot and mouth disease: the experience of South Africa. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 21:751-764.
- Burt, W. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- Calenge, C., A. B. Dufour, and D. Maillard. 2005. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling* 186:143-153.
- Caron, A., E. Miguel, C. Gomo, P. Makaya, D. Pfukenyi, C. Foggin, T. Hove, and M. de Garine-Wichatitsky. 2012a. Disease burden of ungulate populations living at the wildlife/livestock interface within the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area in Zimbabwe. *Epidemiology and Infections* - submitted.
- Caron, A., S. Morand, and M. de Garine-Wichatitsky. 2012b. Epidemiological Interaction at the Wildlife/ Livestock/Human Interface: Can We Anticipate Emerging Infectious Diseases in Their Hotspots? A Framework for Understanding emerging Diseases Processes in Their Hot Spots. S. Morand et al. (eds.), *New Frontiers of Molecular Epidemiology of Infectious Diseases*.
- Caron, A., D. Pfukenyi, A. Murwira, C. Njagu, and M. de Garine-Wichatitsky. 2010. Seasonal and spatial patterns of Foot-and-Mouth Disease outbreaks in domestic cattle at the wildlife/livestock interface in Zimbabwe with particular attention to the South East Lowveld (1997—2006). In *International One Health Congress, EcoHealth*, S66.1, 2011-02-14/2011-02-16, Victoria, Australie.
- Carroll, L. 1998. Alice's adventures in Wonderland and Through the Looking-Glass. Penguin, Londres:143.
- Chamaille-Jammes, S., M. Valeix, M. Bourgarel, F. Murindagomo, and H. Fritz. 2009. Seasonal density estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 47:804-808.
- Chape, S., J. Harrison, M. Spalding, and I. Lysenko. 2005. Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360:443-455.
- Charbonnier, G. and M. Launois. 2011. Foot-and mouth disease. *Service d'Appui à la Valorisation Opérationnelle de l'Information sur la Recherche Scientifique Collection "les savoirs partagés"*.
- Charleston, B. 2011. Relationship between clinical signs and transmission of an infectious disease and the implications for control (vol 332, pg 726, 2011). *Science* 332:1263-1263.
- Chen, H., G. J. D. Smith, S. Y. Zhang, K. Qin, J. Wang, K. S. Li, R. G. Webster, J. S. M. Peiris, and Y. Guan. 2005. H5N1 virus outbreak in migratory waterfowl. *Nature* 436:191-192.
- Chew, B. P. and J. S. Park. 2004. Carotenoid action on the immune response. *Journal of Nutrition* 134:257S-261S.



**Childs**, J. E., J. A. Richt, and J. S. Mackenzie. 2007. Introduction: Conceptualizing and partitioning the emergence process of zoonotic viruses from wildlife to humans. Pages 1-31 in J. E. Childs, J. S. Mackenzie, and J. A. Richt, editors. *Wildlife and Emerging Zoonotic Diseases: The Biology, Circumstances and Consequences of Cross-Species Transmission*. Springer, Heidelberg.

**Choisy**, M., J. F. Guégan, and P. Rohani. 2007. Mathematical modeling of infectious diseases dynamics.

**Cisse**, G., B. Kone, H. Ba, I. Mbaye, K. Koba, J. Utzinger, and M. Tanner. 2011. *Ecohealth and Climate Change: Adaptation to Flooding Events in Riverside Secondary Cities, West Africa*. Springer, New York.

**Cleaveland**, S., D. T. Haydon, and L. Taylor. 2007. Overview of Pathogen Emergence: Which Pathogens Emerge, When and Why? Pages 85-111 in J. E. Childs, J. S. Mackenzie, and J. A. Richt, editors. *Wildlife and Emerging Zoonotic Diseases: The Biology, Circumstance and Consequences of Cross-Species Transmission*. Springer, Heidelberg.

**Cliff**, A. D. and P. Haggett. 1995. The epidemiological significance of islands. *Health & Place* 1:199-209.

**CNRTL**. Centre national de ressources textuelles et lexicales. <http://www.cnrtl.fr/etymologie/epidemiologie>.in A. CNRS, editor.

**Conn**, P. B. and E. G. Cooch. 2009. Multistate capture-recapture analysis under imperfect state observation: an application to disease models. *Journal of Applied Ecology* 46:486-492.

**Cottam**, E. M., J. Wadsworth, A. E. Shaw, R. J. Rowlands, L. Goatley, S. Maan, N. S. Maan, P. P. C. Mertens, K. Ebert, Y. Li, E. D. Ryan, N. Juleff, N. P. Ferris, J. W. Wilesmith, D. T. Haydon, D. P. King, D. J. Paton, and N. J. Knowles. 2008. Transmission Pathways of Foot-and-Mouth Disease Virus in the United Kingdom in 2007. *PLoS Pathogens* 4:e1000050.

**Craigie**, I. D., J. E. M. Baillie, A. Balmford, C. Carbone, B. Collen, R. E. Green, and J. M. Hutton. 2010. Large mammal population declines in Africa's protected areas. *Biological Conservation*.

**Creel**, S., D. Christianson, S. Liley, and J. A. Winnie. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science* 315:960-960.

**Cumming**, G. S. and D. Cornelis. 2012. Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. *Diversity and Distributions* Article first published online: 19 APR 2012. Curran, P. J. 1985. *Principles of remote sensing*. John Wiley & Sons, Inc., London, 282 pp.

D

**Daszak**, P., A. A. Cunningham, and A. D. Hyatt. 2000. Wildlife ecology - Emerging infectious diseases of wildlife - Threats to biodiversity and human health. *Science* 287:443-449.

**Daszak**, P., C. Zambrana-Torrel, T. L. Bogicha, M. Fernandez, J. H. Epstein, K. A. Murray, and

H. Hamilton. 2012. Interdisciplinary approaches to understanding disease emergence: The past, present, and future drivers of Nipah virus emergence. *PNAS* August 30.

**Davidson**, Z., M. Valeix, F. Van Kesteren, A. J. Loveridge, J. E. Hunt, F. Murindagomo, and D. MacDonald. 2012. Seasonal diet and prey preference of the African lion in a waterhole-driven semi-arid savanna. submitted to *PLoS ONE*.

**de Knecht**, H. J., G. M. Hengeveld, F. van Langevelde, W. F. de Boer, and K. P. Kirkman. 2007. Patch density determines movement patterns and foraging efficiency of large herbivores. *Behavioral Ecology* 18:1065-1072.

**De Vos**, V., R. G. Bengis, N. P. Kriek, A. Michel, D. F. Keet, J. P. Raath, and H. F. Huchzermeyer. 2001. The epidemiology of tuberculosis in free-ranging African buffalo (*Syncerus caffer*) in the Kruger National Park, South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 68:119-130.

**de Garine-Wichatitsky**, M., A. Caron, A. Gomo, C. Foggin, K. Dutlow, D. Pfukenyi, E. Lane, S. Le Bel, M. Hofmeyr, T. Hlokwé, and A. Michel. 2010. Bovine tuberculosis in Buffaloes, Southern Africa. *Emerging Infectious Diseases* 16:884-885.

**de Garine-Wichatitsky**, M., H. Fritz, P. Chaminuka, A. Caron, C. Guérbois, D. Pfukenyi, C. Matema, F. Jori, and A. Murwira. 2012. Consequences of animals crossing the edges of transfrontiers parks. in J. A. Routledge eds. Anderson, de Garine-Wichatitsky, M., Cumming, D. H. M., Dzingirai, V., Giller, K. E., editor. *Transfrontier conservation areas : people living on the edge*.

**Despommier** D., E. B., Wilcox B. 2007. The Role

of Ecotones in Emerging Infectious Diseases. *EcoHealth* 3:281-289.

**Diamond**, J. 1997. *Guns, Germs, and Steel: the Fates of Human Societies*

**Diamond**, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418:700-707.

**Dillner**, J., S. K. Kjaer, C. M. Wheeler, K. Sigurdsson, O. E. Iversen, M. Hernandez-Avila, G. Perez, D. R. Brown, L. A. Koutsky, E. H. Tay, P. Garcia, K. A. Ault, S. M. Garland, S. Leodolter, S. E. Olsson, G. W. K. Tang, D. G. Ferris, J. Paavonen, M. Lehtinen, M. Steben, F. X. Bosch, E. A. Joura, S. Majewski, N. Munoz, E. R. Myers, L. L. Villa, F. J. Taddeo, C. Roberts, A. Tadesse, J. T. Bryan, R. Maansson, S. A. Lu, S. Vuocolo, T. M. Hesley, E. Barr, R. Haupt, and I. I. I. S. G. Future. 2010. Four year efficacy of prophylactic human papillomavirus quadrivalent vaccine against low grade cervical, vulvar, and vaginal intraepithelial neoplasia and anogenital warts: randomised controlled trial. *British Medical Journal* 341.

**Dobson**, A. 2004. Population dynamics of pathogens with multiple host species. *American Naturalist* 164:S64-S78.

**Dobson**, A. 2009. Climate variability, global change, immunity, and the dynamics of infectious diseases. *Ecology* 90:920-927.

**Donnelly**, C. A., R. Woodroffe, D. R. Cox, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. S. Clifton-Hadley, G. Wei, G. Gettinby, P. Gilks, H. Jenkins, W. T. Johnston, A. M. Le Fevre, J. P. McNerney, and W. I. Morrison. 2006. Positive and negative effects of widespread badger culling on tuberculosis in cattle. *Nature*

439:843-846.

**Doreian**, P., V. Batagelj, and A. Ferligoj. 2005. Generalized Blockmodeling Cambridge university press.

**Drouet**, N. 2007. Influence des activités anthropogéniques sur le régime alimentaire et la réponse numérique de la hyène tachetée en savane arborée dystrophique dominée par l'éléphant Université Claude Bernard, Lyon 1.

**Dunham**, K. M. 2002. Aerial census of elephants and other large herbivores in north-west Matabeleland, Zimbabwe:2001. WWF – SARPO occasional paper series. Harare, Zimbabwe: WWF-SARPO.

**Dunham**, K. M. 2012. Trends in populations of elephant and other large herbivores in Gonarezhou National Park, Zimbabwe, as revealed by sample aerial surveys. African Journal of Ecology.

**Dunn**, R. R., N. C. Harris, R. K. Colwell, L. P. Koh, and N. S. Sodhi. 2009. The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 276:3037-3045.

**Dzingirai**, V., J. A. Anderson, F. Baudron, J. Milgroom, C. Murungweni, and X. Poshiwa. 2012. On the edge of state and economy. in J. A. Routledge eds. Anderson, de Garine-Wichatitsky, M, Cumming, D. H. M. , Dzingirai, V. , Giller, K. E. , editor. Transfrontier conservation areas : people living on the edge.

# E

**East**, R. c. 1998. African Antelope Database. Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, Gland.

**Erb**, P. L., W. J. McShea, and R. P. Guralnick. 2012. Anthropogenic Influences on Macro-Level Mammal Occupancy in the Appalachian Trail Corridor. PloS One 7.

**Esteban**, J., L. Mayoral, and D. Ray. 2012. Ethnicity and conflict : theory and facts. Science 336:858-865.

**Estrada-Pena**, A. 2008. Climate, niche, ticks, and models: what they are and how we should interpret them. parasitology Research 103:S87-S95.

**Ezenwa**, V. O. 2004. Selective defecation and selective foraging: Antiparasite behavior in wild ungulates? Ethology 110:851-862.

**Ezenwa**, V. O., L. E. Milheim, M. F. Coffey, M. S. Godsey, R. J. King, and S. C. Guptill. 2007. Land cover variation and West Nile virus prevalence: Patterns, processes, and implications for disease control. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 7:173-180.

# F

FAO/OIE. 2012. Recommendations Conference

Bangkok. Global conference on foot and mouth disease Bangkok, Thailand June 2012.

**Faustino**, C. R., C. S. Jennelle, V. Connolly, A. K. Davis, E. C. Swarthout, A. A. Dhondt, and E. G. Cooch. 2004. Mycoplasma gallisepticum infection dynamics in a house finch population: seasonal variation in survival, encounter and transmission rate. Journal of Animal Ecology 73:651-669.

**Ferguson**, K. and J. Hanks. 2010. Fencing Impacts: A review of the environmental, social and economic impacts of game and veterinary fencing in Africa with particular reference to the Great Limpopo and Kavango-Zambezi transfrontier Conservation Areas. University of Pretoria - Mammal Research Institute, Pretoria.

**Ferreira**, S. M. and P. J. Funston. 2010. Estimating lion population variables: prey and disease effects in Kruger National Park, South Africa. Wildlife Research 37:194-206.

**Fieberg**, J. and C. O. Kochanny. 2005. Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution. Journal of Wildlife Management 69:1346-1359.

**Foggin**, C. 2010. Zimbabwe's livestock disease control policy in relation to fencing. Ferguson, K. and Hanks, J. Fencing Impacts: A review of the environmental, social and economic impacts of game and veterinary fencing in Africa with particular reference to the Great Limpopo and Kavango-Zambezi transfrontier Conservation Areas.

**Folke**, C. 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social-ecological systems analyses. Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions 16:253-267.

**Frank**, S. A., editor. 2002. Immunology and evolution of infectious disease., Princeton.

**Freeman**, L. C. 1979. Centrality in social networks conceptual clarification. Social Networks 1:215-239.

**Fritz**, H. and A. Loison. 2006. Large herbivores across biomes. Cambridge Univ. Press.

**Fritz**, H., M. Loreau, S. Chammille-Jammes, M. Valeix, and J. Clobert. 2011. A food web perspective on large herbivore community limitation. Ecography 34:196-202.

# G

**Gandon**, S., V. A. A. Jansen, and M. van Baalen. 2001. Host life history and the evolution of parasite virulence. Evolution 55:1056-1062.

**Garrett**, G. 2012. Why Nations Fail The Origins of Power, Prosperity, and Poverty. Science 337:35-36.

**Garric**, A. 2012a. La naissance d'ours dans les Pyrénées relance l'hostilité des anti-ours. Le monde.fr 24.08.2012.

**Garric**, A. 2012b. Pourquoi le Var va abattre un loup. Le monde.fr 22.08.2012.

**Giannini**, A., M. Biasutti, I. M. Held, and A. H. Sobel. 2008. A global perspective on African climate. Climatic Change 90:359-383.



- Gilbert, M., S. H. Newman, J. Y. Takekawa, L. Loth, C. Biradar, D. J. Prosser, S. Balachandran, M. V. Subba Rao, T. Mundkur, B. Yan, Z. Xing, Y. Hou, N. Batbayar, T. Natsagdorj, L. Hogerwerf, J. Slingenbergh, and X. Xiao. 2011. Flying Over an Infected Landscape: Distribution of Highly Pathogenic Avian Influenza H5N1 Risk in South Asia and Satellite Tracking of Wild Waterfowl. *EcoHealth*.
- Giller, K. E., F. Baudron, C. Matema, J. Milgroom, C. Murungweni, C. Guerbois, and W. Twine. 2012. Population and livelihoods on the edge. In J. A. Routledge eds. *Anderson, de Garine-Wichatitsky, M, Cumming, D. H. M. , Dzingirai, V. , Giller, K. E., editor. Transfrontier conservation areas : people living on the edge*.
- Gregson, S., G. P. Garnett, C. A. Nyamukapa, T. B. Hallett, J. J. C. Lewis, P. R. Mason, S. K. Chandiwana, and R. M. Anderson. 2006. HIV decline associated with behavior change in Eastern Zimbabwe. *Science* 311:664-666.
- Grenfell, B. and A. P. Dobson. 1995. *Ecology of infectious diseases in natural populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grmek, M. 1989. *Histoire du SIDA (History of AIDS)*. Payot Editions, Paris.
- Grubman, M. J. and B. Baxt. 2004. Foot-and-mouth disease. *Clinical Microbiology Reviews* 17:465-+.
- Gualde, N. 2006 *Comprendre les épidémies. La coévolution des microbes et des hommes*, Paris.
- Guégan, J. F. and M. Choisy. 2009. Introduction à l'épidémiologie intégrative des maladies infectieuses et parasitaires.
- Guégan, J. F. and G. Constantin de Magny. 2007. *Epidemiology in a Changing World : the Need for a Bigger Picture!* Wiley.
- Guerbois, C. 2012. Considérer les aires protégées dans la dynamique des systèmes socio-écologiques pour une gestion intégrée et durable de la faune sauvage africaine. Doctorat - Museum d'histoires naturelles - Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227, Paris.
- Guerbois, C., E. Chapanda, and H. Fritz. 2012. Combining multi-scale socio-ecological approaches to understand the susceptibility of subsistence farmers to elephant crop raiding on the edge of a protected area. *Journal of Applied Ecology* In press.
- Guerbois, C., A.-B. Dufour, G. Mtare, and H. Fritz. submitted. Insights for integrated conservation from apparently paradoxical attitudes of people to protected areas around Hwange National Park (Zimbabwe). minor revision *Conservation biology*.
- Guernier, V., M. E. Hochberg, and J. F. Guegan. 2004a. Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *PloS Biology* 2:740-746.
- Haldane, A. G. and R. M. May. 2011. Systemic risk in banking ecosystems. *Nature* 469:351-355.
- Halliday, J., C. Daborn, H. Auty, Z. Mtema, T. Lembo, B. M. d. Bronsvort, I. Handel, D. Knobel, K. Hampson, and S. Cleaveland. 2012. Bringing together emerging and endemic zoonoses surveillance: shared challenges and a common solution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:2872-2880.
- Harvell, D., S. Altizer, I. M. Cattadori, L. Harrington, and E. Weil. 2009. Climate change and wildlife diseases: when does the host matter the most? *Ecology* 90:912-920.
- Haydon, D. T., S. Cleaveland, L. H. Taylor, and M. K. Laurenson. 2002. Identifying reservoirs of infection: A conceptual and practical challenge. *Emerging Infectious Diseases* 8:1468-1473.
- Haydon, D. T., R. R. Kao, and R. P. Kitching. 2004. The UK foot-and-mouth disease outbreak - the aftermath. *Nature Reviews Microbiology* 2:675-U678.
- Haydon, D. T., D. A. Randall, L. Matthews, D. L. Knobel, L. A. Tallents, M. B. Gravenor, S. D. Williams, J. P. Pollinger, S. Cleaveland, M. E. J. Woolhouse, C. Sillero-Zubiri, J. Marino, D. W. Macdonald, and M. K. Laurenson. 2006. Low-coverage vaccination strategies for the conservation of endangered species. *Nature* 443:692-695.
- Haydon, D. T., M. E. J. Woolhouse, and R. P. Kitching. 1997. An analysis of foot-and-mouth-disease epidemics in the UK. *Ima Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology* 14:1-9.
- Hoekstra, A. Y. and A. K. Chapagain. 2008. Globalization of Water. *Sharing the Planet, Freshwater Resources*.
- Holmala, K. and K. Kauhala. 2006. Ecology of wildlife rabies in Europe. *Mammal Review* 36:17-36.
- Hooper, D. U., E. C. Adair, B. J. Cardinale, J. E. K. Byrnes, B. A. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt, and M. I. O'Connor. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486:105-U129.
- Horiuchi, S. 1992. Stagnation in the decline of the world-population growth-rate during the 1980's. *Science* 257:761-765.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hudson, P. J. 2002. *The ecology of wildlife diseases*. Oxford University Press, Oxford.
- Hulot, N. 2004. *Le syndrome du Titanic*.
- Hurd, H. 2009. Evolutionary Drivers of Parasite-Induced Changes in Insect Life-History Traits: From Theory to Underlying Mechanisms. Pages 85-110 in J. P. Webster, editor. *Advances in Parasitology, Vol 68: Natural History of Host-Parasite Interactions*. Elsevier Academic Press Inc, San Diego.
- Hutchinson, G. 1953. The concept of pattern in ecology. In P. o. t. A. o. N. S. o. Philadelphia, editor.

J

Institut national de prévention et d'éducation pour la santé, M. d. t. d. l. e. e. d. l. santé, and l. d. l. v. sanitaire. 2011. Epidémie de rougeole. in www.info-rougeole.fr, editor.

Jablonski, D., K. Roy, and J. W. Valentine. 2006. Out of the tropics: Evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102-106.

Jenkins, H. E., R. Woodroffe, C. A. Donnelly, D. R. Cox, W. T. Johnston, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. S. Clifton-Hadley, G. Gettinby, P. Gilks, R. G. Hewinson, J. P. McInerney, and W. I. Morrison. 2007. Effects of culling on spatial associations of *Mycobacterium bovis* infections in badgers and cattle. *Journal of Applied Ecology* 44:897-908.

Jennelle, C. S., E. G. Cooch, M. J. Conroy, and J. C. Senar. 2007. State-specific detection probabilities and disease prevalence. *Ecological Applications* 17:154-167.

Jones, K. E., N. G. Patel, M. A. Levy, A. Storeygard, D. Balk, J. L. Gittleman, and P. Daszak. 2008. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451:990-994.

Jori, F., A. Caron, P. Thompson, R. Dwarka, C. Foggin, M. De Garine-Wichatitsky, M. Hofmeyr, J. Van Heerden, and L. Heath. 2012. Characteristics of Foot-And-Mouth Disease viral strains circulating at the wildlife/livestock interface of the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area. Submitted to *Transboundary Animal*

Diseases.

Jori, F., W. Vosloo, B. du Plessis, R. Bengis, D. Brahmbhatt, B. Gummow, and G. R. Thomson. 2009a. A qualitative risk assessment of factors contributing to foot and mouth disease outbreaks in cattle along the western boundary of the Kruger National Park. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 28:917-931.

K

Karesh, W. B., S. A. Osofsky, T. E. Rocke, and P. L. Barrows. 2002. Joining forces to improve our world. *Conservation Biology* 16:1432-1434.

Kay, R. N. B. 1997. Responses of African livestock and wild herbivores to drought. *Journal of Arid Environments* 37:683-694.

Keeling, M. J. and P. Rohani. 2002. Estimating spatial coupling in epidemiological systems: a mechanistic approach. *Ecol Lett* 5:20-29.

Keeling, M. J. and P. Rohani. 2007. Modelling infectious diseases in humans and animals.

Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich, and R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468:647-652.

Keesing, F., R. D. Holt, and R. S. Ostfeld. 2006. Effect of species diversity on disease risk. *Ecol*

*Lett* 9:485-498.

Kelly, D. W., R. A. Paterson, C. R. Townsend, R. Poulin, and D. M. Tompkins. 2009. Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* 90:2047-2056.

Kennedy, D., R. Jackson, and G. Ramsay. 1984a. Difficulties experienced in recognising foot-and-mouth disease in an outbreak in Zimbabwe. *Australian Veterinary Journal* 61:163-164.

Kgathi, D. L., G. Mmopelwa, B. Mashabe, and K. Mosepele. 2012. Livestock predation, household adaptation and compensation policy: a case study of shorobe village in northern Botswana. *Agrekon* 51:22-37.

Kiesecker, J. M., D. K. Skelly, K. H. Beard, and E. Preisser. 1999. Behavioral reduction of infection risk. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:9165-9168.

Kilpatrick, A. M., C. M. Gillin, and P. Daszak. 2009. Wildlife-livestock conflict: the risk of pathogen transmission from bison to cattle outside Yellowstone National Park. *Journal of Applied Ecology*.

Korber, B., M. Muldoon, J. Theiler, F. Gao, R. Gupta, A. Lapedes, B. H. Hahn, S. Wolinsky, and T. Bhattacharya. 2000. Timing the ancestor of the HIV-1 pandemic strains. *Science* 288:1789-1796.

Korte, L. M. 2008. Variation of group size among African buffalo herds in a forest-savanna mosaic landscape. *Journal of Zoology* 275:229-236.

Kubuafor, D. K., B. Awumbila, and B. D. Akanmori. 2000. Seroprevalence of brucellosis in cattle and humans in the Akwapim-South district of Ghana:

public health implications. *Acta Tropica* 76:45-48. LaDeau, S. L., G. E. Glass, N. T. Hobbs, A. Latimer, and R. S. Ostfeld. 2011. Data-model fusion to better understand emerging pathogens and improve infectious disease forecasting. *Ecological Applications* 21:1443-1460.

Lafferty, K. D. 2009. The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology* 90:888-900.

Lambin, E. F., A. Tran, S. O. Vanwambeke, C. Linard, and V. Soti. 2010. Pathogenic landscapes: Interactions between land, people, disease vectors, and their animal hosts. *International Journal of Health Geographics* 9:54.

L

Lee, R. 2011. The Outlook for Population Growth. *Science* 333:569-573.

Lefèvre, P. C., J. Blancou, R. Chermette, and G. Uilenberg. 2010. General considerations Viral diseases. *Infectious and parasitic diseases of livestock*. Edition TEC & DOC, Lavoisier, Paris.

Leroy, E. M., B. Kumulungui, X. Pourrut, P. Rouquet, A. Hassanin, P. Yaba, A. Délicat, J. T. Paweska, J.-P. Gonzalez, and R. Swanepoel. 2005. Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. *Nature* 438:575-576.

Levin, B. R., M. Lipsitch, and S. Bonhoeffer. 1999. Evolution and disease - Population biology, evolution, and infectious disease: Convergence and synthesis. *Science* 283:806-809.

Lin, Y. and C. Heffernan. 2011. Accessible and



inexpensive tools for global HPAI surveillance: A mobile-phone based system. *Preventive Veterinary Medicine* 98:209-214.

**Lloyd-Smith**, J. O. 2005. Disease transmission in heterogeneous populations. 202.

**Lloyd-Smith**, J. O., D. George, K. M. Pepin, V. E. Pitzer, J. R. C. Pulliam, A. P. Dobson, P. J. Hudson, and B. T. Grenfell. 2009. Epidemic dynamic at the human-Animal interface. *Science* 326:1362-1367.

**Lochmiller**, R. L. and C. Deerenberg. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* 88:87-98.

**LoGiudice**, K., R. S. Ostfeld, K. A. Schmidt, and F. Keesing. 2003. The ecology of infectious disease: Effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100:567-571.

**Losch**, B. 2012. Relevé le défi de l'emploi : l'agriculture au centre. *Cirad perspectives* numero 19.

**Lotka**, A. J. 1927. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 119:12-12.

**Loveridge**, A. J., A. W. Searle, F. Murindagomo, and D. W. Macdonald. 2007. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biological Conservation* 134:548-558.

**Lozano**, G. A. 1998. Parasitic stress and self-medication in wild animals. *Stress and Behavior* 27:291-317.

**Lutz**, W., W. Sanderson, and S. Scherbov. 2001. The end of world population growth. *Nature* 412:543-545.

# M

**MacArthur**, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species.*

**Macarthur**, R. H. and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of patchy environment. *American Naturalist* 100:603

**Mackenzie**, and Royle. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42:1105-1114

**Mackinnon**, M. J. and A. F. Read. 2004. Immunity promotes virulence evolution in a malaria model. *PloS Biology* 2:E230.

**Marcotty**, T., F. Matthys, J. Godfroid, L. Rigouts, G. Ameni, N. Gey van Pittius, R. Kazwala, J. Muma, P. Van Helden, K. Walravens, L. M. De Klerk, C. Geoghegan, D. Mbotha, M. Otte, K. Amenu, N. Abu Samra, C. Botha, M. Ekron, A. Jenkins, F. Jori, N. Kriek, C. McCrindle, A. Michel, D. Morar, F. Roger, E. Thys, and P. Van den Bossche. 2009. Zoonotic tuberculosis and brucellosis in Africa: neglected zoonoses or minor public-health issues? The outcomes of a multi-disciplinary workshop. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology* 103:401-411.

**Masood**, E. 2009. *Animal Spirits: How Human Psychology Drives the Economy, and Why It*

*Matters for Global Capitalism.* *Nature* 461:175-176.

**Mbah**, M. L. N. and C. A. Gilligan. 2011. Resource Allocation for Epidemic Control in Metapopulations. *PloS One* 6.

**McCallum**, H., N. Barlow, and J. Hone. 2001. How should pathogen transmission be modelled? *Trends in Ecology and Evolution* 16:295-300.

**McCauley**, S. J., L. Rowe, and M. J. Fortin. 2011. The deadly effects of "nonlethal" predators. *Ecology* 92:2043-2048.

**McClintock**, B. T., J. D. Nichols, L. L. Bailey, D. J. MacKenzie, W. L. Kendall, and A. B. Franklin. 2010. Seeking a second opinion: uncertainty in disease ecology. *Ecol Lett.*

**McKeever**, D. J. 2009. Bovine immunity - a driver for diversity in *Theileria* parasites? *Trends Parasitol* 25:269-276.

**McLoughlin**, P. D., D. W. Morris, D. Fortin, E. Vander Wal, and A. L. Contasti. 2010. Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology* 79:4-12.

**McMichael**, A. J. 2004. Environmental and social influences on emerging infectious diseases: past, present and future. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 359:1049-1058.

**McNaughton**, S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem - the Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259-294.

**Michalakakis**, Y. and M. E. Hochberg. 1994. Parasite effects on host life-history traits - a review of

recent studies. *Parasite-Journal De La Societe Francaise De Parasitologie* 1:291-294.

**Michel**, A. L. 2002. Implications of tuberculosis in African wildlife and livestock. *Ann N Y Acad Sci* 969:251-255.

**Mishra**, S., D. N. Fisman, and M.-C. Boily. 2011. The ABC of terms used in mathematical models of infectious diseases. *Journal of Epidemiology and Community Health* 65:87-94.

**Moonen**, P., E. van der Linde, G. Chenard, and A. Dekker. 2004. Comparable sensitivity and specificity in three commercially available ELISAs to differentiate between cattle infected with or vaccinated against foot-and-mouth disease virus. *Veterinary Microbiology* 99:93-101.

**Mukamuri**, B., C. Chirozva, C. Matema, S. Matema, and T. Nzuma. 2012. Ethnic heterogeneity and its implications for natural resources management on the edge. in J. A. Routledge eds. Anderson, de Garine-Wichatitsky, M, Cumming, D. H. M., Dzingirai, V., Giller, K. E., editor. *Transfrontier conservation areas : people living on the edge.*

**Murwira**, A. 2012. Resource gradients and movements across the edge of transfrontier parks. *Living on the edge.*

**Netea**, M. G., J. Quintin, and J. W. M. van der Meer. 2011. Trained Immunity: A Memory for Innate Host Defense. *Cell Host & Microbe* 9:355-361.

# O

O'Connor C M., Haydon D T., Kao R R. An ecological and comparative perspective on the control of bovine tuberculosis in Great Britain and the Republic of Ireland. *Preventive Veterinary Medicine* 104 (2012) 185– 197

Odadi, W. O. 2011. African Wild Ungulates Compete with or Facilitate Cattle Depending on Season. *Science* 334:594-594.

Ogada, M. O., R. Woodroffe, N. O. Ogue, and L. G. Frank. 2003. Limiting depredation by African carnivores: the role of livestock husbandry. *Conservation Biology* 17:1521-1530.

Ogutu, J. O. and N. Owen-Smith. 2003. ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecol Lett* 6:412-419.

OIE. 2009. Foot-and-mouth disease. Technical disease cards october.

Olsen, B., V. J. Munster, A. Wallensten, J. Waldenstrom, A. D. Osterhaus, and R. A. Fouchier. 2006. Global patterns of influenza a virus in wild birds. *Science* 312:384-388.

Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, and K. R. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth. *Bioscience* 51:933-938.

Omenn, G. S. 2010. Evolution and public health. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:1702-1709.

Ostfeld, R. S. 2009. Climate change and the distribution and intensity of infectious diseases. *Ecology* 90:903-905.

Ostfeld, R. S. and R. D. Holt. 2004. Are predators good for your health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:13-20.

Owen-Smith, N. 2008. Changing vulnerability to predation related to season and sex in an African ungulate assemblage. *Oikos* 117:602-610.

P

Packer, C., R. D. Holt, P. J. Hudson, K. D. Lafferty, and A. P. Dobson. 2003a. Keeping herds healthy and alert: implications of predator control for infectious disease. *Ecol Lett* 6:797-802.

Packer, C., A. E. Pusey, H. Rowley, D. A. Gilbert, J. Martenson, and S. J. O'Brien. 1991. Case study of a population bottleneck - lions of the Ngorongoro crater. *Conservation Biology* 5:219-230.

Paton, D. J., K. J. Sumption, and B. Charleston. 2009. Options for control of foot-and-mouth disease: knowledge, capability and policy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:2657-2667.

Patz, J., T. Graczyk, N. Geller, and A. Vittor. 2000. Effects of environmental change on emerging parasitic diseases. *International Journal of Parasitology*:1-11.

Patz, J. A., P. Daszak, J. Epstein, A. M. Kilpatrick, G. M. Tabor, A. A. Aguirre, M. Pearl, N. D. Wolfe, J. Foufopoulos, D. Molyneux, D. J. Bradley, F. P. Amerasinghe, R. W. Ashford, D. Barthelemy, R. Bos, D. J. Bradley, A. Buck, C. Butler, E. S. Chivian, K. B. Chua, G. Clark, R. Colwell, U. E. Confalonieri, C. Corvalan, A. A. Cunningham, J. Dein, A. P. Dobson, J. G. Else, J. Epstein, H. Field, P. Furu, C. Gascon, D. Graham, A. Haines, A. D. Hyatt, A. Jamaluddin, E. F. Kleinau, F. Koontz, H. S. Koren, S. LeBlancq, S. Lele, S. Lindsay, N. Maynard, R. G. McLean, T. McMichael, D. Molyneux, S. S. Morse, D. E. Norris, R. S. Ostfeld, M. C. Pearl, D. Pimentel, L. Rakototiana, O. Randriamanajara, J. Riach, J. P. Rosenthal, E. Salazar-Sanchez, E. Silbergeld, M. Thomson, A. Y. Vittor, L. Yameogo, and V. Zakarov. 2004. Unhealthy landscapes: Policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives* 112:1092.

Peeters, M., F. Van Heuverswyn, and E. Delaporte. 2009. *Epidemiologie phylogénétique: comprendre les origines des virus de l'immunité humaine (VIH) et l'épidémie mondiale*. Edition De Boeck Université.

Pepperell, C. S., J. M. Granka, D. C. Alexander, M. A. Behr, L. Chui, J. Gordon, J. L. Guthrie, F. B. Jamieson, D. Langlois-Klassen, R. Long, D. Nguyen, W. Wobeser, and M. W. Feldman. 2011. Dispersal of *Mycobacterium tuberculosis* via the Canadian fur trade. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:6526-6531.

Perkins, S. E., F. Cagnacci, A. Stradiotto, D. Arnoldi, and P. J. Hudson. 2009. Comparison of social networks derived from ecological data: implications for inferring infectious disease dynamics. *Journal of Animal Ecology* 78:1015-

1022.

Power, A. G. and C. E. Mitchell. 2004a. Pathogen spillover in disease epidemics. *The American Naturalist* 164 Suppl 5:S79-89.

Preisser E.L., B. D. I. 2008. When Predators Don't Eat Their Prey : Nonconsumptive Predator Effects on Prey Dynamics. the Ecological Society of America Special feature.

Prins, H. H. T. 1996. *Ecology and Behaviour of the African Buffalo*. London: Chapman & Hall.

Proffitt, K. M., P. J. White, and R. A. Garrott. 2010. Spatio-temporal overlap between Yellowstone bison and elk – implications of wolf restoration and other factors for brucellosis transmission risk. *Journal of Applied Ecology* 47:281–289.

R

Randolph, S. E. 2009. Perspectives on climate change impacts on infectious diseases. *Ecology* 90:927-931

Randolph, S. E. and A. D. M. Dobson. 2012. Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology* 139:847-863.

Raupach, M. R., G. Marland, P. Ciais, C. Le Quere, J. G. Canadell, G. Klepper, and C. B. Field. 2007. Global and regional drivers of accelerating CO2 emissions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:10288-10293.



- Restif, O., D. T. S. Hayman, J. R. C. Pulliam, R. K. Plowright, D. B. George, A. D. Luis, A. A. Cunningham, R. A. Bowen, A. R. Fooks, T. J. O'Shea, J. L. N. Wood, and C. T. Webb. 2012. Model-guided fieldwork: practical guidelines for multidisciplinary research on wildlife ecological and epidemiological dynamics. *Ecol Lett* 15:1461-0248.
- Robertson, C., K. Sawford, S. L. A. Daniel, T. A. Nelson, and C. Stephen. 2010. Mobile Phone-based Infectious Disease Surveillance System, Sri Lanka. *Emerging Infectious Diseases* 16:1524-1531.
- Roche, B. 2008. Complexité des écosystèmes, dynamique de la diversité biologique et maladie infectieuses. Une introduction à l'épidémiologie des communautés'. Université Montpellier 2, Montpellier.
- Roche, B., A. P. Dobson, J.-F. Guégan, and P. Rohani. 2012. Linking community and disease ecology: the impact of biodiversity on pathogen transmission. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:2807-2813.
- Roche, B., J. M. Drake, and P. Rohani. 2011. The curse of the Pharaoh revisited: evolutionary bi-stability in environmentally transmitted pathogens. *Ecol Lett* 14:569-575.
- Roche, B. and J. F. Guegan. 2011. Ecosystem dynamics, biological diversity and emerging infectious diseases. *C R Biol* 334:385-392.
- Roche, B., J. F. Guegan, and F. Bousquet. 2008. Multi-agent systems in epidemiology: a first step for computational biology in the study of vector-borne disease transmission. *Bmc Bioinformatics* 9.
- Rohani, P., D. J. D. Earn, and B. T. Grenfell. 1999. Opposite patterns of synchrony in sympatric disease metapopulations. *Science* 286:968-971.
- Rohani, P. and A. A. King. 2010. Never mind the length, feel the quality: the impact of long-term epidemiological data sets on theory, application and policy. *Trends in Ecology & Evolution* 25:611-616.
- Rohr, J. R., A. Swan, T. R. Raffel, and P. J. Hudson. 2009. Parasites, info-disruption, and the ecology of fear. *Oecologia* 159:447-454.
- Roitt, I. M., J. Brostoff, and D. Male. 2002. Immunologie. De Boeck Université.
- Rosenzweig, M. L. and R. H. Macarthur. 1963. GRAPHRAPHICAL REPRESENTATION AND STABILITY CONDITIONS OF PREDATOR-PREY INTERACTIONS. *American Naturalist* 97:209-&.
- Roy, M. and R. D. Holt. 2008. Effects of predation on host-pathogen dynamics in SIR models. *Theoretical Population Biology* 73:319-331.
- Royle, J. A., J. D. Nichols, and M. Kéry. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110:353-359.
- Rweyemamu, M., R. Paskin, A. Benkirane, V. Martin, P. Roeder, and K. Wojciechowski. 2000. Emerging diseases of Africa and the Middle East. *Ann N Y Acad Sci* 916:61-70.
- Rweyemamu, M., P. Roeder, D. Mackay, K. Sumption, J. Brownlie, Y. Leforban, J. F. Valarcher, N. J. Knowles, and V. Saraiva. 2008. Epidemiological patterns of foot-and-mouth disease worldwide. *Transboundary and Emerging Diseases* 55:57-72.
- Sangare, O., A. D. Bastos, O. Marquardt, E. H. Venter, W. Vosloo, and G. R. Thomson. 2001. Molecular epidemiology of serotype O foot-and-mouth disease virus with emphasis on West and South Africa. *Virus Genes* 22:345-351.
- Scarpino, S. V., N. B. Dimitrov, and L. A. Meyers. 2012. Optimizing Provider Recruitment for Influenza Surveillance Networks. *PLoS Computational Biology* 8.
- Schmid-Hempel, P. 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270:357-366.
- Schmidt, K. A. and R. S. Ostfeld. 2001. Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology* 82:609-619.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman, and K. M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388-1399.
- Sibeko, K. P., M. C. Oosthuizen, N. E. Collins, D. Geysen, N. E. Rambritch, A. A. Latif, H. T. Groeneveld, F. T. Potgieter, and J. A. W. Coetzer. 2008. Development and evaluation of a real-time polymerase chain reaction test for the detection of *Theileria parva* infections in Cape buffalo (*Syncerus caffer*) and cattle. *Vet Parasitol* 155:37-48.
- Silva-Rodriguez, E. A. and K. E. Sieving. 2012. Domestic dogs shape the landscape-scale distribution of a threatened forest ungulate. *Biological Conservation* 150:103-110.
- Sinclair, A. 1977. The African Buffalo: a study of resource limitation by populations. University of Chicago Press, Chicago.
- Smieszek, Y. 2009. A mechanistic model of infection: why duration and intensity of contacts should be included in models of disease spread. *Theoretical Biology and Medical Modelling* 6:25.
- Sorensen, J. H., D. K. J. Mackay, C. O. Jensen, and A. I. Donaldson. 2000. An integrated model to predict the atmospheric spread of foot-and-mouth disease virus. *Epidemiol Infect* 124:577-590.
- Talleklint-Eisen, L. and R. S. Lane. 2000. Efficiency of drag sampling for estimating population sizes of *Ixodes pacificus* (Acari : Ixodidae) nymphs in leaf litter. *Journal of Medical Entomology* 37:484-487.
- Taylor, L. H., S. M. Latham, and M. E. J. Woolhouse. 2001. Risk Factors for human disease emergence. *Proceedings of the Royal Society of London*

Series B 356:983-989.

**Thomas**, Lefèvre, and Raymond. 2010. Biologie évolutive. Edition de boeck université.

**Thomas**, F., S. P. Daoust, and M. Raymond. 2012. Can we understand modern humans without considering pathogens? Evolutionary Applications 5:368-379.

**Thomas**, F., J. F. Guegan, and F. Renaud. 2007. Ecologie et évolution des systèmes parasités. Edition de Boeck Université.

**Thompson**, D., P. Muriel, D. Russell, P. Osborne, A. Bromley, M. Rowland, S. Creigh-Tyte, and C. Brown. 2002. Economic costs of the foot and mouth disease outbreak in the United Kingdom in 2001. Revue Scientifique Et Technique De L Office International Des Epizooties 21:675-687.

**Thomson**, G. R. 1995. Overview of Foot-and-Mouth-Disease in Southern Africa. Revue Scientifique Et Technique De L Office International Des Epizooties 14:503-520.

**Thomson**, G. R., W. Vosloo, and A. D. Bastos. 2003. Foot and mouth disease in wildlife. Virus Research 91:145-161.

**Thomson**, G. 2008. A short overview of regional positions on foot-and-mouth disease control in southern Africa. Transboundary animal disease and market access – Working Paper 2.

V

**Valeix**, M., S. Chamaille-Jammes, and H. Fritz. 2007. Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. Oecologia 153:739-748.

**Valeix**, M., G. Hemson, A. J. Loveridge, G. Mills, and D. W. Macdonald. 2012. Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. Journal of Applied Ecology 49:73-81.

**Valeix**, M., A. J. Loveridge, S. Chamaille-Jammes, Z. Davidson, F. Murindagomo, H. Fritz, and D. W. Macdonald. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. Ecology 90:23-30.

**Van Kerkhove**, M. D. and N. M. Ferguson. 2012. Epidemic and intervention modelling - a scientific rationale for policy decisions? lessons from the 2009 influenza pandemic. Bulletin of the World Health Organization 90:306-310.

**Vergne**, T. 2012. Les méthodes de capture-recapture pour évaluer les systèmes de surveillance des maladies animales. Université Paris XI, Faculté de médecine Paris-Sud - Ecole doctorale 420, santé publique, Paris Descartes.

**von Braun**, J. 2008. The food crisis isn't over. Nature 456:701-701.

Vosloo, W., A. D. Bastos, O. Sangare, S. K. Hargreaves, and G. R. Thomson. 2002. Review of the status and control of foot and mouth disease in sub-Saharan Africa. Revue Scientifique et Technique de l'OIE 21:437-449.

**Vosloo**, W., P. N. Thompson, B. Botha, R. G. Bengis, and G. R. Thomson. 2009. Longitudinal study

to investigate the role of impala (*Aepyceros melampus*) in foot-and-mouth disease maintenance in the Kruger national park, South Africa. Transboundary and Emerging Diseases 56:18-30.

W

**Walker**, A. R., A. Bouattour, J.-L. Camicas, A. Estrada-Pena, I. G. Horak, A. A. Latif, R. G. Pegram, and P. M. Preston. Ticks of domestic animals in Africa. A guide to identification of species. Bioscience Reports, Edinburgh ISBN 0-9545173-0-X.

**Wasserman**, S. and K. Faust. 1994. Social network analysis : methods and applications. Cambridge university press.

**White**, H. C., S. A. Boorman, and R. L. Breiger. 1976. Social structure from multiple networks. 1. Blockmodels of roles and positions. American Journal of Sociology 81:730-780.

**Winnie**, J. A., P. Cross, and W. Getz. 2008. Habitat quality and heterogeneity influence distribution and behavior in African buffalo (*Syncerus caffer*). Ecology 89:1457-1468.

**Wittemyer**, G., P. Elsen, W. T. Bean, A. C. O. Burton, and J. S. Brashares. 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. Science 321:123-126.

**Wolfe**, N. D., P. Daszak, A. M. Kilpatrick, and D. S. Burke. 2005. Bushmeat Hunting, Deforestation, and Prediction of Zoonotic Disease Emergence. Emerging Infectious Diseases 11:1822-1827.

**Woodroffe**, R., C. A. Donnelly, D. R. Cox, P. Gilks, H. E. Jenkins, W. T. Johnston, A. M. Le Fevre, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. S. Clifton-Hadley, G. Gettinby, G. Hewinson, J. P. McInerney, A. P. Mitchell, W. I. Morrison, and G. H. Watkins. 2009. Bovine tuberculosis in cattle and badgers in localized culling areas. Journal of Wildlife Diseases 45:128-143.

**Woolhouse**, M. J. E. and S. Gowtage-Sequeria. 2005. Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. Emerging Infectious Diseases 11:1842-1847.

**Wrangham**, R. W., J. H. Jones, G. Laden, D. Pilbeam, and N. Conklin-Brittain. 1999. The raw and the stolen - Cooking and the ecology of human origins. Current Anthropology 40:567-594.

**WWF**. 2005. Human wildlife conflict-wildlife management series in southern Africa.

Z

**Zengeya**, F. 2011. An IKONOS-based comparison of methods to estimate cattle home ranges in a semi-arid landscape of southern Africa International Journal of Remote Sensing iFirst, 2011, 1–22.

**Zengeya**, F., O. Mutangaa, and A. Murwira. 2012. Linking remotely sensed forage quality estimates from WorldView-2 multispectral data with cattle distribution in a savanna landscape. International Journal of Applied Earth Observation and



Geoinformation In press.

[Zieger](#), U., I. G. Horak, A. E. Cauldwell, and A. C. Uys. 1998. Ixodid tick infestations of wild birds and mammals on a game ranch in central province, Zambia. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 65:113-124.

[Zinsstag](#), J., E. Schelling, D. Waltner-Toews, and M. Tanner. 2010. From “one medicine” to “one health” and systemic approaches to health and well-being. Preventive Veterinary Medicine.

# REMERCIEMENTS



« **Nous volons vers l'Afrique du Sud depuis plus de quinze heures. En dessous c'est l'Afrique, doublement noire : par la couleur de ses habitants et par la nuit qui l'envahit.** »

Une nuit elle-même double : naturelle et culturelle. René Dumont ne s'est pas trompé en prophétisant il y a plus d'un quart de siècle que « l'Afrique noire (était) mal partie ». Crises politiques et guerres civiles s'y succèdent sur fond de misère humaine et de désastre environnementaux. Et pourtant, j'ai éprouvé là des sensations si fortes que je reste attaché à cette terre par chaque fibre de mon âme. C'est un lieu de plénitude où la beauté naturelle se déploie sous toutes ses formes, où la contemplation des espèces animales reste une émotion à l'état brut, où j'éprouve toujours le sentiment que l'ensemble des oiseaux de la création se sont donné rendez-vous pour célébrer leurs noces somptueuses avec la nature. Des aigles pêcheurs cueillent le poisson au ras des flots avec une élégance et une délicatesse éblouissante, sous la chaleur et la lumière d'une Afrique éternelle, encore préservée malgré les lourdes menaces qui pèsent déjà sur elle.

Retour sur mes pas. Au commencement, un jeune homme de vingt ans qui prend en pleine figure l'éblouissement de cette Afrique survolée lors de son aller-retour à Johannesburg.

L'Afrique, ma seconde terre natale. Ma marque d'origine. Comprendre mon itinéraire, c'est d'abord comprendre cette immersion dans une beauté rude autant que fascinante. Quel éveil au monde sauvage ! Composer avec la nature, et quand un troupeau d'une soixante d'éléphants avance et qu'on est au fond de son duvet, sentir cette brusque augmentation du

rythme cardiaque. Et pourtant, la surprise et la peur des premiers jours laissent bientôt place à une sérénité toujours vigilante mais jamais inquiète. J'avais l'impression que, autour de moi, mes compagnons détenaient une science et une sagesse ancestrales, et qu'il ne tenait qu'à ma propre disponibilité de cœur et d'esprit d'en recueillir les leçons. J'éprouvais une profonde humilité devant ces êtres qui connaissaient les choses de façon intuitive et retrouvaient sans effort l'exacte distance à conserver avec la nature : suffisamment proche pour s'en imprégner, suffisamment loin pour la respecter et ne pas la craindre.

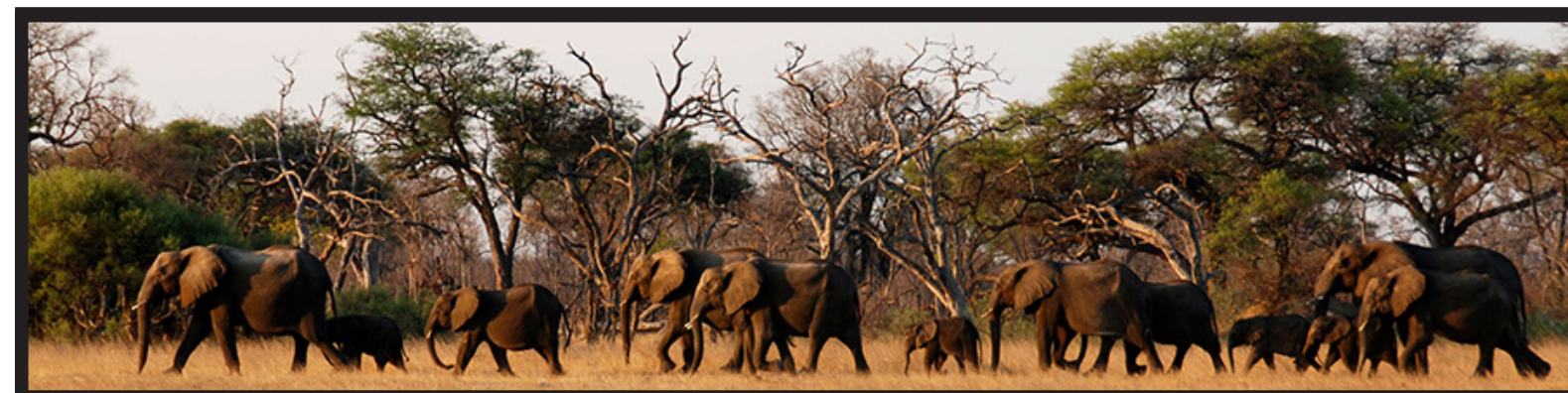
J'ai vécu ce premier voyage en m'y abandonnant corps et âme. Il n'y a pas d'autres solutions. L'impatience, ici, n'est pas de mise. Comme m'a dit un jour un Africain : « Vous, les Occidentaux, vous avez l'heure. Mais vous n'avez jamais le temps. » Le monde sauvage ne laisse pas de seconde chance. Il faut observer, écouter, voir. Comprendre, par exemple, que face à des buffles isolés on court un danger parce qu'ils ont peur. Tandis que face à un troupeau, on peut construire une tactique et s'en sortir. Quand cet apprentissage est fait, tout est possible. On gagne en assurance, on ose frapper dans ses mains pour chasser l'intrus, qui partira parce qu'il existe des règles intangibles que chacun respecte. Pénétrer sur le territoire des éléphants, c'est prendre un risque. Les laisser pénétrer le sien, c'est en prendre un autre. En revanche faire comprendre à un troupeau d'éléphants qu'il n'est pas chez lui, c'est assurer sa propre tranquillité. Cet apprentissage, rien ne peut le remplacer. En pénétrant dans ce monde qu'on appelle sauvage, l'homme doit laisser son orgueil à la porte et accepter de s'inscrire dans un ensemble plus vaste que lui.

**Est-ce que je réalisais pleinement à l'époque ce qui m'arrivait ?** Pas sûr. Je ne me représentais pas que dormir à la belle étoile au bord d'un fleuve, c'est se retrouver au cœur d'une nature indomptable.

Mais que l'œil apprenne à voir, et c'est là qu'il déchiffre le mieux les mystères de la nature, les marques, les repères, les pistes. Ici sont passés des éléphants, mais les traces ne sont pas fraîches, donc on peut s'installer. On entend les lions, mais ils sont loin en chasse pas de souci. Ici prendre son temps, observer, ne relèvent pas du luxe mais de la nécessité. C'est en Afrique que j'ai compris ces notions clés de territoire, de niche écologique, d'équilibre naturel, de répartition des ressources – et au-delà, les principes de tolérance, l'acceptation de l'altérité.

**Un terrain émotionnel et sensoriel s'est ouvert là-bas. Mes sens ont été exposés en permanence, la réceptivité était absolue. Depuis tout me parle, la moindre image forte laisse en moi son empreinte. L'émotion, a dit quelqu'un, c'est la porte de la conscience. »**

Nicolas Hulot « le syndrome du Titanic »



Ça y est, on en est là...aux **remerciements**...trois ans à boucler en quelques mots ...repasser toutes ces images dans la tête ... n'oublier personne... Mais par où commencer? Et comment finir... ?

## Directeurs de thèse

Ce projet fut riche en rencontres et en échanges mais je souhaite naturellement adresser mes premiers remerciements à mes trois directeurs de thèse. Un sacré triptyque ...haut en couleurs et en contraste. Je voudrais particulièrement remercier **Michel de Garine-Wichatitsky** et **Hervé Fritz** les 'bush brothers' du Zim ... Merci pour votre audace...supporter un sujet comme le mien...avec quelques bouts de ficelles...il fallait être sacrément acrobates et téméraires pour faire tourner la boutique....certains diront même un peu fêlé...mais grâce à ce brin de folie et à votre passion commune pour le Zimbabwe, vous m'avez forgé une patte scientifique qui m'a déjà ouvert bien des portes et je vous en suis extrêmement reconnaissante.

Plus personnellement, merci **Michel** pour ta belle plume qui a su faire briller mes écrits français et anglais encore trop rugueux. Merci pour toute l'énergie investie dans ce projet 'buffalo-cattle' dans ce pays que tu chéris tant! Tu vois après des mois de gestation à Malipati guest house, ce projet commence à faire des petits..et je suis persuadée que ce n'est que le début d'une grande lignée. Merci de m'avoir donné l'opportunité de vivre ces expériences diverses et variées .... des parties de yam's sous les baobas de Mabalauta à tenter de déridier les plus ridés ...aux survols de la savane en hélicoptère où la piste d'atterrissage n'était qu'un bras de rivière! Merci pour mes premiers pas dans le monde des vétos et de m'avoir fait découvrir à quel point les vaches étaient belles dans les campagnes africaines.

Merci **Hervé**, pour ta confiance depuis maintenant près de 6 ans. Au détour d'une milkyway, tu insuffles un air de positivisme, de liberté et d'ouverture d'esprit à toutes les personnes qui ont la chance de croiser tes pensées. Personnellement convaincue que les approches multidisciplinaires aident à ouvrir des angles de réflexion encore mal explorés, trouver les personnes qui résonnent et vibrent de la même façon n'était pas une mince affaire...Bingo Fritz est arrivé !Sourires, rires, réparties, Fritz régale son entourage entre réunions et dîners ..mais sa palette est bien plus large, vous pouvez également compter sur son célèbre déhanché pour animer vos soirées! Merci de m'avoir accueilli dans la planète Hwange...Tu parlais de virus ...en effet on en ressort jamais indemne de ces voyages en latitude 35S..Une pensée endémique s'installe, on ne sait où ...mais elle est là ...lancinante ...avec cette question qui revient sans cesse..à quand le prochain ginto à Nyamandhlovu .?...pour que le virus ne se propage pas trop...un seul antidote possible me semble t-il: l'histoire des écologues des vaches à Hwange ne fait que commencer... !?

**Thierry** au fil des cafés, des réunions, des présentations, nos échanges scientifiques se sont étoffés et ont pris corps...quel bonheur d'être une étudiante 'éponge' à tes côtés et d'absorber tout ce savoir...encore un positiviste...quelle chance...mais qui en plus réalise le tour de force, de faire croire que c'est toi qui trouves les idées géniales !! Chapeau maestro !! En espérant que ces bons moments de collaborations durent encore un bout de temps! Merci pour ton soutien précieux, toujours avec le sourire, dans cette dernière année d'analyses et de rédaction! Et enfin Merci pour ton super coup du bateau cassé sur la fin ;)

## Agirs et ses directeurs

Je souhaite remercier chaleureusement **François Roger**, directeur de l'équipe Agirs du Cirad, qui m'a accueilli pendant près de 5 ans dans son unité. Merci d'avoir cru en moi et d'avoir renouvelé mes CDDs. Merci de m'avoir donné l'opportunité d'être de toutes ces expéditions ; des missions africaines, aux formations asiatiques en passant par les conférences américaines. Merci pour ta disponibilité et tes grandes qualités humaines au service de tous les Agirsiens...Quel plaisir d'être dans vos locaux pendant ce quinquennat ...plaisir aux pauses café, plaisir à l'animation des réunions SExeS, plaisir aux débats socio\*ecolo\*économico\* politiques de la cantosh, plaisir aux pique-niques 'vin & fromage' du jeudi midi sous le soleil Montpelliérain, plaisir aux foulées, plaisir aux soirées JS, plaisirs trop nombreux pour les détailler mais PLAISIR quand même!!!

Je tiens également à remercier **François Monicat** pour toute l'énergie déployée dans le renouvellement de mes CDDs, mais aussi et surtout, pour son énergie investie dans la défense de ce projet de thèse au près du Cirad et du Cnrs pour qu'il puisse enfin voir le jour.



## Jury de thèse

Je tiens naturellement à adresser mes remerciements à mon jury de thèse. Dans l'ordre alphabétique : **Marius Gilbert**, **Olivier Gimenez**, **Dan Haydon**, **Sabrina Krief**, **Benjamin Roche**. Merci pour la lecture attentive de mon manuscrit, vos remarques constructives et votre appréciation lors de ma soutenance.

## Collègues de boulot et de bringues

Concernant les collègues: les immanquables de cette aventure sont la **famille Caron** ...famille d'adoption africaine. **Carole**, **Alex**, **Eva** et **Noémie** merci pour la place laissée pour moi au 16 A leander road. Il y a des périodes comme ça : de stages intensifs de conlons catane, beef filet et ginto, qui marquent une époque. Merci pour votre grande générosité... et c'est avec une grande fierté que je porte désormais les couleurs 'Caron' sur mon passeport d'adoption africain. Plus ciradiennement parlant Alex, merci pour tout le temps passé à découper en fines tranches les gros steaks de drafts d'articles ou de thèse. Cher Boucher d'Harare merci pour ces bons moments de travail passés ensemble. Allez va c'est pas fini, y en aura d'autres des missions en brousse où tu pourras me bizuter en tant que petit Dr..tu auras d'ailleurs, à cette époque là, certainement déjà fait imprimer tes cartes de visite avec le titre Pr;)

Ensuite merci bien-sur à l'**équipe** de choc '**AGIRS**' : les autres équipes devront certainement aller se rhabiller pour rivaliser avec vous... **Betty**, **Catherine**, **Marie-Anne** merci pour votre aide à toutes les étapes de ce projet; Mais merci surtout pour les bonnes 'papoteries' au détour d'un café ou d'un thé dans vos bureaux à débattre des buns, du gluten ou des plans de courgettes ;). **Daniel**, merci pour ton grand soutien dans les analyses spatiales et pour tes blagues belges 'une fois' **Nico** merci pour nos débriffs du midi, 'quelques fois pimentés', de la matinale d'inter; merci également pour nos moments passés à compter les histoires de brousse. **Véro**, Merci pour ces bons moments au boulot ou à l'extérieur, entre 'St rock, Hre et Bangkok'. D'ailleurs, j'attends toujours que vous ayez fini vos brochettes pour pouvoir aller me coucher ;). Fais bien attention à toi face avec tous ces méchants véto qui parlent de 'mouches' un verre à la main. Je reviendrai bientôt faire la coalition à tes côtés ;). Merci aux arcgisettes **Anne-Lise**, **Laure**, et **Marie** d'avoir absorbé toutes mes interrogations, pas toujours brillantes, autour des données GPS et autres cartes satellites. Merci pour votre patience et votre soutien ; toujours pareil avec rires, sourires voir ralages pour certaines ;). Merci au côté obscur de la force, modélo linux anti-apple, **Raphaël** tu t'es donc reconnu. Merci pour ces bons moments passés à refaire le monde. Merci au couple le plus ornito-moustachu du cirad **Marie-Noel** et **Gilles**, qui tentent encore de me convaincre qu'il y existe des sous groupes dans l'ordre des 'oiseaux'. Merci **Serge** pour tes conseils et contacts extrêmement précieux pour le bon déroulement de ce doctorat. Et enfin et en désordre merci à **Sophie**, **Aurélie**, **Seb**, **Stéphanie D**, **Flavie**, **Mathilde**, **Ferran**, **Eric**, **Mathieu**, **Oslvado**, **Bruno**, **Marisa**, **Agnès** et **Miguel** pour tous ces échanges scientifiques et/ou amicaux lors de ces 5 dernières années.

Il y a 'AGirs' dans les meilleures équipes de recherche mais il y a aussi la team '**Cnrs**' qui se défend très bien...et puis de toutes façons on finit tous par être des hybrides entre recherche appliquée et fondamentale. Merci donc à **Marion** pour la bouffée d'oxygène que tu as su m'apporter en cette fin de thèse. Quel régal de faire ce papier lion avec toi : disponibilité, efficacité, souriabilité sont arrivés à point dans les derniers moments critiques de rédaction. Merci également à **Simon** pour avoir supporter nos débats 'lions- zones communales ou pas?' sur votre terrasse, le tout toujours sous forme d'apéro scientifique.

Enfin je tiens à remercier 'vivement' toute la fine **équipe** de **thésards** et de **post-docs** avec qui j'ai partagé cette aventure. **Carlita**, je pense que nous avons marqué l'histoire du 8855 ensemble. Merci pour tous ces moments d'échanges d'histoires, de doutes et de franches rigolades dans le bureau 206. Bureau bordé par notre crin blanc national, **Bruno Bonté**. Ca y est Bruno tes secrétaires sont parties soutenir d'autres modélisateurs en galères administratives...C'est mal fait cette histoire, quand même. **Ti-mo-té**, tu crois pas que j'allais bien écrire ton prénom aux remerciements...merci pour toute cette aventure partagée...tu as été un super moteur pour moi, déposer ta thèse 4 mois en avance...a imposé un sacré rythme. Des burgers de Louissette sur la mer de nuage au sommet de l'empire state building, aux caves de rock des quartiers de Londres...l'histoire ne fait que commencer là aussi. **Lucas**, merci pour ton appui statistique mais surtout pour ton regard différent sur notre société: les tickets de tram s'en souviennent encore. Merci **Alexis** d'avoir complété pour quelques mois la fine équipe. **Chloé**, ensemble on a exploré la face humaine de la pièce 'interface'..pour peut être devenir à notre tour les 'bush sisters' des villages. On verra si on arrive un jour à se faire introniser par... tu sais.. ces deux gars bizarres en béret et casquette en cuir qui dansent le gaou jusqu'au bout de la nuit. Merci pour ces longs débats philosophiques au coin du feu ou sur une plate-forme avec un bout de biltong et une castle bien fraîche...ou pas. Merci miss **Périket**, de m'avoir fait découvrir le bush...le vrai..en mode rover..off road..full equiped et toit-terrasse-obs! Merci pour ces pistages de lions, de hyènes et pour tes belles photos. Merci **Flo**, pour les parties de pétanques et de tennis entre Katshana et saf lodge. Enfin merci et bon courage aux thésards qui sont encore dans la course **Hugo**, **Thomas**, **Arthur**, **Alexis**, **Gaëlle** : la pente est parfois rude mais finalement on fini tous la course.

**Florian** merci pour ton immense appui pour rentrer les données réseaux et dans leurs analyses.

## Partenaires de bush – Bush team

I would like to thank now all the bush team or nicknamed in the ground ‘my bush boys band’ : **Billy**, **Cavin**, **Love****more** thank you for all your help and support in the field. Without you, it would have been impossible to catch more than 1500 cows in 16 months. Thanks to all the people involved in my field work in one way or another : **Peter**, **Wellington**, **Never**, **Eunice**, **Honestly**. Thank you to the herd-cnrs team for all your support **Temba**, **Ethel**, **Mpala**

## Services vétérinaires –Veterinary services

In Harare : Thank you to all the team working at the veterinary services from the wild side, Dr Chris **Foggin**, Dr Chap **Masterson** to the domestic one Dr Pious V **Makaya**, and Mrs Priscillia T **Tshabalala**. But also **Chiswa** from the tick section and people from dungs section. In Hwange : Thank you Dr **Zishiri**, Mr **Ncube**, **Maseko**, **Prosper**, **Estelli**, **Charles**, **Doit**, **Shumba**, **Sinekiwe** and **Siansali** for all your great collaboration In Gonarezhou : Thank you Dr **Makwangudze**, **Jimu**, **Mhere**, **Mativone** and **Balowe** also for all your great collaboration

## Parcs Nationaux – National Park

In Zimbabwe, thank you to Mr Dr Hilary **Madzicanda**. In Hwange, Thank you Dr **Jura**, Mr G **Mtare**, Mr E **Makwe** and Mrs J **Banda** for her great support in the tick collection on the wild side. In Gonrezhou, Thank you to Mr I. **Mpofu** and Mr Jonhatan **Tsuro**. In South Africa, Thank you Dr Markus **Hofmeyr**.

## Comité de thèse et école doctorale

Merci à toutes les personnes qui ont pris le temps de me conseiller lors des différents ‘comité de thèse’ : Christine **Chevillon**, Marc **Choisy**, Bernard **Godelle**, Serge **Morand**, Anne-lise **Tran**, Laure **Guerrini** et Marie-Noel **de Visscher**. Merci pour vos précieuses idées qui ont permis de débloquent bien des rouages. Merci également à Joelle **Lopez** et l’école doctorale SIBAGHE pour leur aide dans toutes ces étapes administratives face au site de l’ADUM

## Carnivores – The Carnivor team

Thank you to **Brent** and **Lorie** and the little **Oli**, thanks for the time spent around the fire earing wildlife and watching stars or on the dance floor in katshana. Thanks also to **Nick**, **Jane**, **Brent**, Andrew **Loveridge** and David W Mc **Donald** for the data sharing and for this great collaboration Thanks also to **Esther** et **Hans** to be active members of the Hwange life

## Eleveurs et vaches – Owners and Cattle

I would warmly thank the rural side of the interface. First, naturally the village chiefs for authorizing our field work in their lands. My thanks are adresssed to Mr **Nelukoba**. Thanks also to Mr **Bitu** and Mr **Ndlovu** families. Thank you for the time spent together for porfessional reasons and for friendship. Thanks a lot to the 65 owners involveld in this project and thanks to the 350 cattle which came several time for the sampling sessions. Thank you for your time and your interest in the buffalo/cattle project

## Rencontres de terrain

En vrac, je tiens à remercier tous ces personnes que j’ai croisé sur le terrain et qui ont largement contribué à mon enrichissement scientifique **Pierrick**, **Olivier**, **Patrick** et **Alison**, **Ravier**, **Florence**, **Arnold**, la **chèvre**, **Mark**, **Fadzai**, **Alice**, **Marine 2**, **Elsa**, **Marion**, **Tawanda**.

## Baillleurs

Merci au Cirad, au Cnrs, à la plate forme de recherche du RP-PCP du Zimbabwe, à la zone atelier Herd ‘Homme milieu’ du Cnrs, à l’ANR FEAR (08-BLAN-0022), à l’Union européenne et le projet PARSEL et au ministère des affaires étrangères (Harare, SCAC funds 2008-2012); Merci pour votre soutien financier



## Post doc

Merci à Madame Cristl **Donnelly** de me donner l'occasion de poursuivre cette expérience de recherche au sein de son laboratoire dès janvier 2013. Que les fish and chips remplace pour quelques temps les sadza stew...mais si on pouvait éviter d'échanger tout le soleil contre de la pluie, ça m'arrangerait ?...

## Famille et Miguelade...rechargeur officiel de batteries

Bigwood définit les **Miguels** comme une espèce de mammifères se déplaçant en troupes et reconnaissable au volume sonore qui ressort de leurs échanges... Une caricature certes mais qui doit avoir son fond de vérité !! Merci à la force des Miguelades, où après être passé dans un autre espace temps, toute pression se relâche autour d'une table....merci de m'avoir donné le goût du groupe. Merci de m'avoir fait comprendre que l'individu n'est jamais aussi fort que lorsqu'il constitue une partie d'un ensemble...

Merci pour votre omni-présence et votre soutien affectif, capital. C'est simple sans vous, pas de thèse donc MERCI !! Merci **Papa, Maman, Milouchka, Fredo, Pierro, Balou, Papi, Mami, Mami de Gignac**. Merci aux **Garcia, Mimi** et **Seb** pour leur soutien sans faille dans ce maillage familial. Mais attention les mailles sont de plus en plus nombreuses, merci donc à ma belle-belle famille : les Labordes **Adrien, Christiane, Céline**. Je tiens également à remercier ma belle famille du côté Grosbois **Alain, Claire, Hélène, Danièle, Mathieu, Catherine, Christophe, Paule** et tout le reste de la famille.

## Les copains... rechargeur officiel de batteries n°2

10 ans de coloc avec les mêmes personnes ça laisse des traces amicales irréversibles. Merci beaucoup aux trois acolytes qui ont partagé, dégusté, surmonté toutes les étapes de ce projet. Merci +++ à Polino Koh de son petit nom **Polinka, briochon** et **Gribouille** qui ont dû essuyer de longues heures de plaintes dans cette expérience légèrement ego-centrée. En tous cas, c'était vraiment des moments à 5 lampions que nous avons partagé pendant toutes ces années. J'en profite pour m'excuser auprès des différents supports (i.e. poêles, cocottes et saladiers) que j'ai régulièrement oublié sur le feu dans ces moments d'abstraction totale face l'ordinateur. Et puis, il y a les compères de la fac Pr **Riiiiieuuuuux** qui ne manque jamais de sortir son violon pour garder ses as ou faire le loup au bal masqué entre fizz et S.n°1 : ça c'est une équipe qui dure! Merci **Daweed Garga, Maelle, Amandine, Stephan** pour tous ces bons moments depuis les bancs de la fac. Enfin merci à tous mes copains labélisés sud de France, Merci pour votre soutien entre soirées, pique-nique, chasse aux trésors & co depuis le fief de Montpellier : Une vraie sous-pape de décompression. En vrac, merci à **Nanou, Seb, Helene, Rémy, Anabel, Nico, Mister Tazi, Badock, Jimbo, Justin, Marina, Steph, Dario, Roukine, Nini, Flo, Les Fayos, Adeline, Bastos, Chichoune, Baptiste, Rémy, l'enc de Poutier, Chourous** et tout le reste de la troupe.

Merci à toute l'ancienne équipe de Bioviva **Seb** et **Delphine** et **Delphine la pomme**. Merci de m'avoir apporté une touche plus graphique à ma palette de savoir-faire. Merci particulièrement à Seb pour ses heures d'apprentissage du logiciel in design...j'espère que tu es content du résultat?

Merci aux amis du lycée **Bricchi, Eva** et **Didine** et enfin merci aux bigwoodiens, **Paillette, Titi, l'Yann, Olivier, Eleni, Carole, Henri, Manu, Pablo**, lez **Bodz** et toute sa tribu parisienne et montpelliéraine

## Les moments forts forts

Pour finir ces longues pages de remerciements, je voudrais faire un petit clin d'œil à toutes ces situations coquasses qui ont su rythmer cette aventure.. du serpent trouvé dans mon sac d'ordi ; à la vache noire, sur une route noire, par une nuit noire que j'ai croisé d'un peu trop près ; à cette roue de 4\*4 qui y a décidé de quitter le bateau, à ce lion sorti des broussailles qui a estimé qu'on passait un peu trop près de lui, à ce petit éléphant sauve des boues à Guvalala, à ces scorpions sortant par magie des pistes de terre de mabaluta, à mes amis rats du 19 victoria drive, à cet impala qui a pris la mauvaise direction après une chasse de guépards et qui s'est retrouvé acculé par un crocodile, à la chouette hulotte de la cuisine de Kennedy imitant à la perfection le lion, à l'éléphant Robert qui est venu nous bercer toute la nuit au pied de la plate-forme..à tout ça et bien d'autres !!

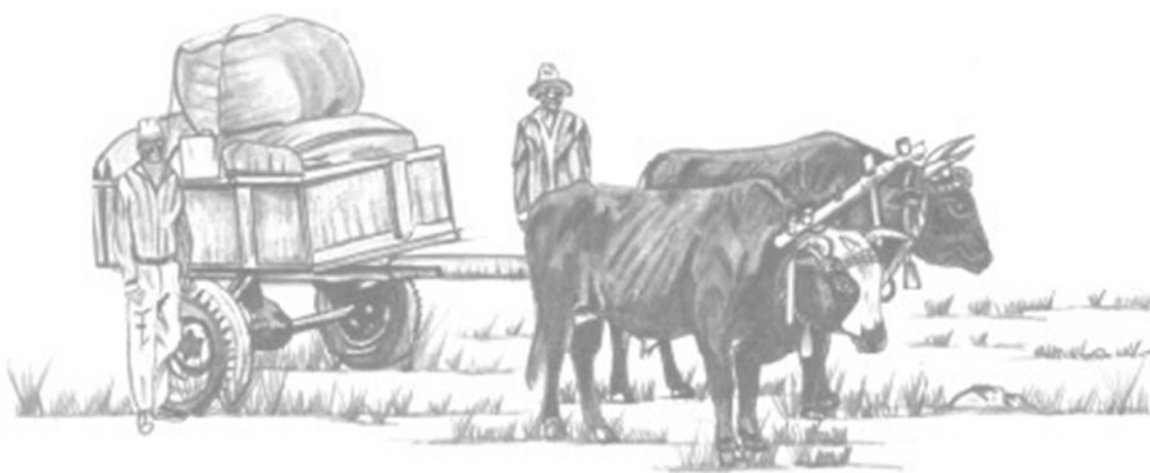
**Enfin** mes plus chers remerciements vont naturellement à la personne qui a supporté toutes ces montagnes 'russes' depuis ces trois dernières années. Des plus hautes courbes sur les hauteurs du Zimbabwe, aux plus basses dans les méandres des statistiques! Merci d'avoir eu le courage de repasser ta thèse à 40 ans ;) !! Alors au nom de tout mon jury, je souhaite t'adresser, Mr **Bigwood**, toutes mes félicitations. Le jury a su apprécier ton soutien, ta patience et tes apports significatifs dans toutes les étapes de cette épreuve!!

Merci pour ta Zen attitude qui a permis de désamorcer bien des situations. On a commencé ce projet à deux, on le finit à deux ...et entier..BRAVO ...qui sait quelle sera l'équation de la prochaine aventure!?

## Aux absents

A ceux qui sont partis pendant ce projet, **Pierre** et **Nicolas** mes pensées se dirigent également vers vous ; Vous passionnés de l'Afrique et du Zimbabwe merci d'avoir fait partager vos étincelles à la jeune génération...j'espère qu'elle sera à la hauteur de vos rêves et de vos engagements.

A **Annie**, **Michèle**, **Papy**...!



*Pierre Poilecot*



## ANNEXE 1

---

# INFECTION BURDEN OF UNGULATE POPULATIONS LIVING AT DIFFERENT WILDLIFE / LIVESTOCK INTERFACES WITHIN THE GREAT LIMPOPO TRANSFRONTIER CONSERVATION AREA IN ZIMBABWE

*(Accepted in Epidemiology and Infection)*

A. Caron<sup>1,2,3</sup>, E. Miguel<sup>1,2,4</sup>, C. Gomo<sup>5,6</sup>, P. Makaya<sup>6</sup>, D. Pfukenyi<sup>5</sup>, C. Foggin<sup>6</sup>, T. Hove<sup>5</sup> and M. De Garine-Wichatitsky<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Cirad-Zimbabwe, Harare, Zimbabwe

<sup>2</sup> Cirad, Montpellier, France

<sup>3</sup> Mammal Research Institute, Uni. Of Pretoria, Pretoria, South Africa

<sup>4</sup> CNRS, Université Lyon I, Lyon, France

<sup>5</sup> Veterinary Faculty, Uni. Of Zimbabwe, Harare, Zimbabwe

<sup>6</sup> Governmental Veterinary Services, Harare, Zimbabwe

## ABSTRACT

In Southern African Transfrontier Conservation Areas (TFCA), people, livestock and wildlife share space and resources in semi-arid landscapes. A consequence of the coexistence between wild and domestic herbivores is the risk of pathogen transmission.

This risk threatens local livelihoods relying on animal production, public health in the case of zoonoses, national economies in the context of transboundary animal diseases and the success of integrated conservation and development initiatives. The level of interaction between sympatric wild and domestic hosts, defining different wildlife/livestock interfaces will characterize the opportunities of pathogen transmission between host populations. Exploring the relation between infection burden and different types of wildlife/domestic interfaces is therefore necessary to manage the sanitary risk of animal populations through control options adapted to these multi-host systems.

Here, we assessed infection burdens of sympatric domestic cattle (*Bos Taurus/Bos indicus*) and African buffalo (*Syncerus caffer*) at an unfenced interface and compared infection burdens of cattle populations at different wildlife/livestock interfaces in the Great Limpopo TFCA. Patterns of infection amongst ungulate populations vary between wild and domestic hosts and between cattle populations at different wildlife/livestock interfaces. Foot and mouth disease, rift valley fever and theileriosis infections were detected in buffalo and cattle at the unfenced interface; bovine tuberculosis was only present in buffalo; and brucellosis and lumpy skin disease only in cattle. At unfenced interfaces, cattle populations presented a higher rift valley fever antibody level and significant higher theileria parva and brucellosis prevalence.

We suggest that a risk of infection of cattle exists at wildlife/livestock interfaces compared to cattle populations isolated from wildlife and that the type of interface can influence the diversity and quantity of pathogens shared. Additional behavioral and pathogen molecular studies are necessary to support this hypothesis. If this hypothesis is confirmed, the management of wildlife/livestock interfaces would need to be considered through the prism of livestock and public health.

**KEYWORDS:** wildlife/livestock interface, African buffalo, cattle, bovine tuberculosis, foot and mouth disease, brucellosis, rift valley fever, theileriosis, lumpy skin disease, GLTFCA



## INTRODUCTION

**In Africa, arid and semi-arid ecosystems have low perceived agricultural values. As a consequence, they were left aside from major development incentives implemented by remote political power installed in resource rich areas. Some communities have been constrained to live in these less productive ecosystems through political struggle or historical contingency. In parallel, the emergence of conservation ideology during the twentieth century has led to the conversion of large areas of arid and semi-arid ecosystems, mostly in the savannah biome, into protected areas mainly because resource rich ecosystems were already exploited for agriculture and not suitable for conservation. As a result, today, human communities and protected areas share resource-poor landscapes, often close to international borders in the periphery of richer national centers [1].**

The recent development in Southern Africa of TransFrontier Conservation Areas (TFCAs) shifts the attention towards these resource-poor areas with the objective to integrate conservation and development in these marginalized areas [2-5]. An expected ecological outcome of these initiatives is an increase in land devoted to wildlife conservation, a viable land-use option for these arid ecosystems and a better connection between existing protected areas (transfrontier parks) in order to connect wildlife populations currently separated across national borders. This increased mobility of wildlife comes with potential conflicts where interfaces between wildlife and human populations exist [6].

Diseases shared between wildlife and domestic animals are an important cause of concern for farmers, veterinary services and conservationists

[7]. Human populations at the periphery of protected areas in southern Africa often rely on livestock production as an important livelihood options [8]. In semi-arid and arid areas, where crop failure is common due to erratic rainfall [9], livestock production is even more preeminent among livelihood options. However, diseases maintained or transmitted by wildlife can cause mortality and morbidity of livestock, decreasing livestock production [10, 11]. Conversely, wildlife species can be affected by domestic animal diseases, often imported and therefore alien species in the ecosystem [12, 13]. In the case of zoonoses, the health of rural communities with difficult access to health services can suffer from the spill-over of pathogens from animals. When wildlife and domestic populations interact there are therefore opportunities for the emergence of pathogens, both way [14].

Patterns of ecological interaction between species (e.g. direct or indirect contacts) depend on host behaviour, which is driven by environmental and biotic factors. Land-use types (e.g. protected areas, communal land) can influence interactions between species: veterinary or conservation fences, human activities, roads or rivers can constrain or facilitate wild and domestic movements and contacts.



Therefore, different wildlife/livestock interfaces, ranging from physical separations (i.e. fences) to open boundaries where animals can roam freely will influence wild and domestic interactions and the level of pathogen transmission between these populations [15].

The Great Limpopo Transfrontier Conservation Area (GLTFCA) was created in 2002 with the aim to co-manage as an ecological unit several national parks, communal and private land located in Mozambique, South Africa and Zimbabwe [8]. In Zimbabwe, the Gonarezhou National Park (GNP), a semi-arid ecosystem and the communal land at its periphery are part of the GLTFCA. Human/wildlife conflicts have existed prior to the creation of the GLTFCA [16]. The creation of the GLTFCA should result in increased wildlife densities and as a consequence more frequent wildlife/domestic/human interactions. From a management point of view, these expected ecological and socio-economic changes in the agro-ecosystem require baseline data in order to come up with the most appropriate administrative options. For example, veterinary services need to decide how best to manage animal diseases/infections at wildlife/livestock interfaces by selecting among various options of management (e.g. fence, buffer zone, no fence) [17, 18].

The aim of this study was to explore the infection burden in cattle populations living at different wildlife/livestock interfaces within the GLTFCA. Sympatric cattle (*Bos Taurus*/ *Bos indicus*) and African buffalo (*Syncerus caffer*) populations were tested for six important livestock diseases/infections of animal and public health and/or economic relevance occurring in southern Africa: bovine tuberculosis (bTB), foot and mouth diseases (FMD), brucellosis (Contagious Abortion

or Br induced by *Brucella abortus*), rift valley fever (RVF), theileriosis and lumpy skin disease (LSD) [19]. The *Theileria* species tested for in this instance was *Theileria parva*. Three other cattle populations living at different wildlife/livestock interfaces (n = 2) or no interface with wildlife (n = 1) were also tested for evidence of presence of pathogens (no wild species were sampled in these three sites). These different types of wildlife/livestock interfaces corresponded to: 1) no wild ungulates, resulting in no direct interactions between wild and domestic ungulates; 2) well-maintained fence at the interface preventing direct contact between buffalo and cattle; 2) unfenced or damaged fence resulting in potential high permeability of the interface both ways. The point prevalence of the selected infections in the various host populations were measured and their implications were discussed in relation to their modes of transmission and control options.

## METHODS

### Study area

The South East Lowveld (SEL) of Zimbabwe is characterized by low elevation, high temperatures and low, erratic rainfall (on average less than 600mm per year) [20], but also by patches of fertile, irrigable soil [21]. The region is comprised of a mosaic of land tenures including communal lands, re-settled small-scale agricultural plots, commercial agriculture, large-scale privately owned wildlife conservancies and state-owned protected areas (Figure 1) [22, 23].

The Malipati village (S22°04' E31°25') is located at the southern border of GNP, in the Sengwe communal land [24]. The park boundary lies a few hundred meters from the village. A veterinary fence was erected in 1985 along the park border

to prevent cattle/buffalo contacts, mainly to prevent transmission of FMD. However, at present, the fence is mostly ineffective as it has been extensively damaged by wildlife and people (illegally getting into the park or using the wire to make poaching devices) (Caron, personal communication). The Pesvi village (S22°20', E31°12') is located on the northern shore of the Limpopo River, separating South Africa and Zimbabwe. There is no physical barrier between Pesvi in Zimbabwe and Kruger National Park (KNP) in South Africa on the other side of the River, except for the seasonal flooding of the Limpopo which limits for a few months the

E32°01') is located in the periphery of the Malilangwe conservancy, a private land of 405km<sup>2</sup> adjacent to GNP northern boundary surrounded by a well-maintained game fence and dedicated to wildlife tourism. The Chikombedzi communal land, including Pfumare and Chomupane villages (S21°40', E31°19') is located 15 kilometers from the North-West boundary of GNP. In 2008, the number of cattle heads per village (diptank counts) varied between 1283 and 1875 (Chizvirizvi, n = 1444; Chomupane, n = 1406; Malipati, n = 1366; Pesvi, n = 1875; Pfumare, n = 1283) and the number of

cattle heads per owners was consistent across diptank around 12 heads per farmer (no details at the diptank level) (Chiredzi Governmental Veterinary Services, personal communication). Herds' structure was consistent across diptank with adult females, heifers and young animals kept as social and economic investment, and sometimes a couple of ox for plough constituting a typical herd.

Wild ungulates are absent in the Chikombedzi area and this site was considered a control site with no wildlife/livestock interactions (road counts were performed with only one observation of a steenbok (*Raphicerus campestris*) recorded over a couple of years (de Garine-Wichatitsky, unpublished data). Road counts of wild and domestic ungulates at various seasons indicated that domestic ungulates were present in the other three sites. In Malilangwe, large ungulates such as buffalo were never observed outside the fence in the surrounding communal land area (de Garine-Wichatitsky, unpublished data). Wildlife density in KNP, particularly buffalo, is high [25]. Informal interviews with Pesvi farmers indicated that buffalo were regularly seen crossing from KNP into Zimbabwe.

#### *Different types of wildlife/livestock interfaces:*

- **Unfenced interface.** the Malipati and Pesvi areas, where cattle and buffalo can potentially interact by direct and indirect contacts. In Pesvi area, this range overlap is possible when buffalo cross the Limpopo River from KNP and in Malipati when buffalo cross the Mwenezi River from the GNP into the communal land or when cattle cross the River to enter the GNP. According to farmers' perceptions, the intensity of the wildlife/livestock interface is higher at the Pesvi interface.

- **Fenced interface.** In the Chizvirizvi area, cattle and buffalo were separated by an intact fence which prohibited direct contacts. This fence is regularly maintained by the Malilangwe conservancy staff, a privately owned game ranch and can be assumed to be large ungulate-proof.

- **No interface.** The Chikombedzi area had no or very little wild ungulates.

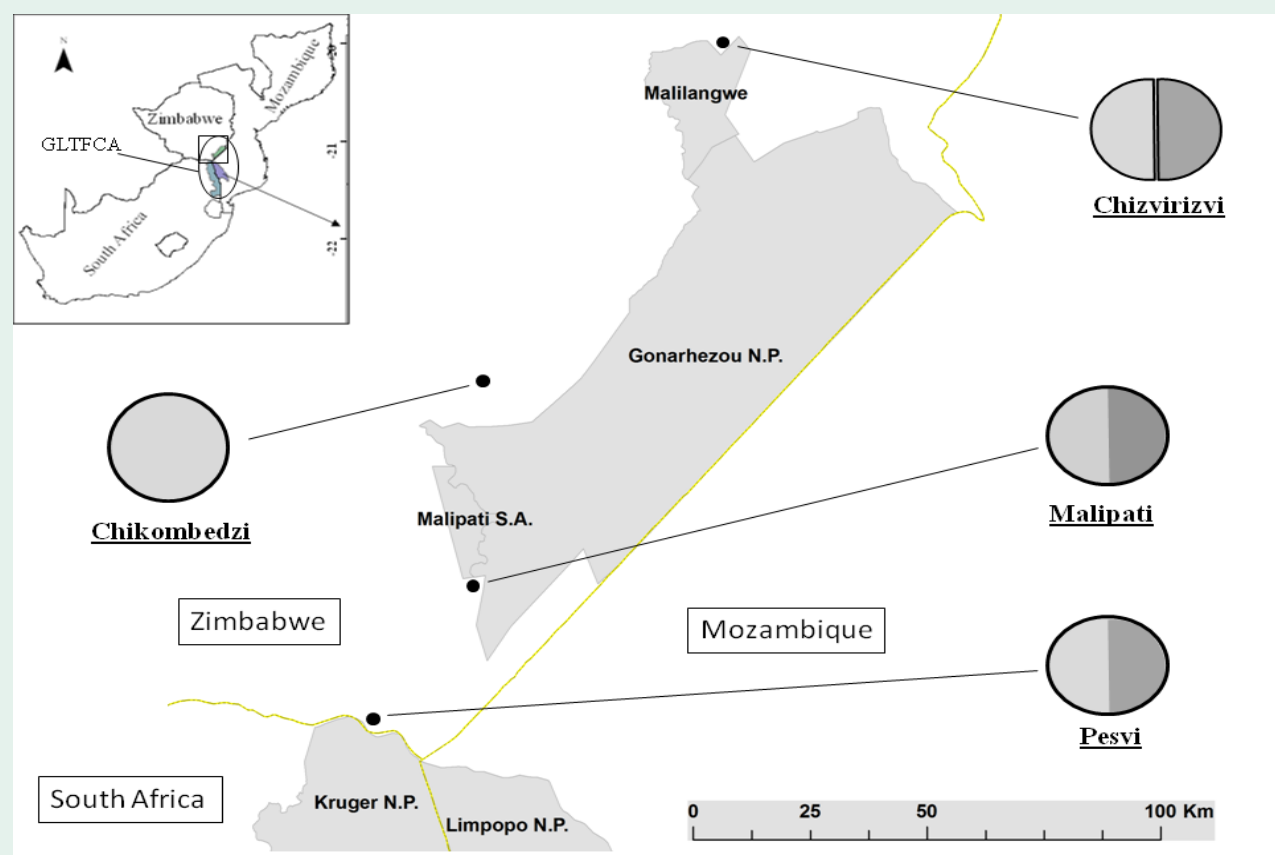
Hereafter, the village name (e.g. Chikombedzi) will refer to the cattle population sampled in this area.

#### *Wildlife/livestock sampling protocol*

In October 2008, 120 heads of cattle were sampled in Malipati as well as 38 buffalos in the Mabalauta area of the GNP (all sampled individuals were fitted with unique ear-tag) in collaboration with local veterinary services and national park staff. Farmers enrolled their herd in the protocol on a voluntary basis. Four buffalo groups were selected by aerial spotting in an area as close as possible from the park border. All individuals in both species were selected randomly except for one adult female per cattle herd (to fit a radio collar) and 3 adult females for each buffalo group (to fit radio collars). Cattle were sampled at the diptank as described in [24]. Buffalo were captured using a standard immobilization protocol as previously described [26]. In November 2009, 10 buffalos captured during the initial sampling were re-captured and sampled again.

#### *Livestock sampling*

In the four villages identified, cattle were sampled as mentioned above in collaboration with the district veterinary services. Initial



**Fig 1.** Study sites and different wildlife/livestock interfaces. The top-left map presents the South-Eastern part of Southern Africa encompassing Mozambique, South Africa and Zimbabwe. The Great Limpopo Transfrontier Conservation Area (GLTFCA) is represented by an ellipse and a square indicates the zoom for the rest of the Figure. On the main map, grey area represent protected area; N.P. = National Parks, Malilangwe is a conservancy and Malipati S.A. refers to the Malipati Safari Area, a hunting concession. The single line represents international borders. Each village representing a sampling unit in the study is indicated by a black dot and the circle linked to this dot refers to the type of wildlife/livestock interface: light grey represents livestock and dark grey represent wildlife; double line separating the circle indicate a fenced interface and simple colour demarcation represent an interface with no fence



sampling started in August-September 2007 (Malipati & Pesvi) and lasted until the first half of 2009. Sample age structure can be assumed to be consistent across diptank.

Sample collection, processing and testing

Sample collection on cattle was performed using standard procedures for blood sampling. For buffalos, animals were immobilized using standard procedures by helicopter or after being driven in a boma structure [26]. After sample collection, anesthesia was reversed using chemical antidote. Probang samples were also taken on buffalos according to standard procedures [27]. For bTB diagnosis, the Single Comparative Intradermal Tuberculin skin Test (SCITT) using purified protein derivatives tuberculin (PPD, Bovituber, Synbiotics Corporation, France) was performed in cattle as described by [28]. Three days post-injection, the skin folds thicknesses were re-measured using calipers and positivity assessed according to [29]. Blood samples were left to clot at room temperature and sera separated. Sera were stored in -4°C electric fridges in the field and were stored at -20°C during transport towards Harare . Part of the sera was then shipped to ARC-OVI (Agricultural Research Council – Onderstepoort Veterinary Institute) laboratory in South Africa, where serological analyses were implemented. All serological tests were performed at ARC-OVI except for the brucellosis tests which were run at the Central Veterinary Laboratory in Harare. The serological tests used were the Liquid Phase blocking ELISA test for foot and mouth disease (SAT 1, 2 and 3), the Rose-Bengal Test (RBT) and c-ELISA for brucellosis as described in [24], the indirect ELISA test for RFV, the ImmunoFluoresence Assay (IFA) for Theileria

parva and the Viral Neutralisation Test (VNT) for lumpy skin disease. All these diagnostic tests have been confirmed to be efficient in buffalo and are commonly used in wildlife in southern Africa [30-36].

The Real-Time Polymerase Chain Reaction (RT-PCR) was also used to test for T. parva on a random lot of cattle samples eluted from the whole blood blots made on filter paper. Interferon-γ assay (IFG) [37] was performed for buffalo and for two heads of cattle that tested positive for the SCITT. Post-mortem examination and lymph node culture was implemented for two buffalos and two heads of cattle in order to confirm positivity to afore mentioned bovine tuberculosis tests. Foot and mouth disease virus isolation was attempted on the Probang samples.

Statistical analyses

All analyses were performed using the R software [38]. Test for equality of proportions with continuity correction (using Pearson’s chi-square test statistics)[39] was used to compare prevalence but for small sample size (n<200) where Fisher test was used [40].

RESULTS

Bovine tuberculosis and theileriosis results are presented aggregated for the 2 years of the study. This decision was taken for two reasons: 1) for Theileria, the sampling strategy resulted in one sampling per diptank across 18 months (September 2007 – February 2009); for bovine tuberculosis, multiple sampling per diptank were implemented but with no temporal harmonization across diptanks; 2) the chronicity and slow development of bovine tuberculosis and the long-term survival of Theileria antibodies

render an 18 month comparison meaningless in terms of disease dynamics [41]. Rift valley fever, foot and mouth disease and lumpy skin disease results are presented for October 2008.

Bovine tuberculosis

As described in de Garine-Wichatitsky et al. [26], 4 out of 38 buffalos tested positive for the interferon-γ assay (estimated prevalence of 10.5%; CI95% [0.6-20.0%]) in October 2008. Two of these buffalos were re-captured and euthanized for post-mortem. Cultures performed on lymph node tissue from the 2 animals confirmed the presence of a bTB strain. In November 2009, 10 of these buffalos were re-captured and tested again using the interferon-γ assay. One of them was diagnosed positive for bTB although it was found negative a year earlier. Seven cattle were positive on the SCITT, with no positive in the Chikomedzi area (Table 1). The estimated prevalence for each type of interface were not significantly different pairwise (Chi-square test, χ2 = [0.001-0.508], df = 1, p= [0.48-0.98]). Four of these positive animals (2 in Malipati and 2 in Pesvi) were tested and negative with interferon-γ assay. Two SCITT positive animals were euthanized and necropsies were performed. No necroscopic lesions or histopathological signs compatible with bTB were observed in the organs

examined and all cultures were negative. Global bTB prevalence in cattle with the SCITT test was 1.17% and was significantly different from 0 (Fisher test: p = 0.015).

Foot and mouth disease

Foot and mouth disease antibodies were detected in all cattle and buffalo populations (Table 2). Seropositivity for all three SAT types 1, 2 and 3 was detected. Prevalence in buffalo was significantly higher than in cattle population from Malipati and the other areas (Fisher test, p< 0.001 for all 3 tests). No significant difference was detected between cattle populations (Fisher test, p = [0.36-0.78]). In cattle, buffalo and combining cattle and buffalo data, no significant difference was detected between prevalence of the difference topotypes in cattle (χ2 = [1.05, 2.29, 0.06], df = 1, p = [0.31, 0.13, 0.80]), buffalo (Fisher test, p= [0.74, 0.72, 0.96]) and combined cattle and buffalo (χ2 = [1.94, 3, 0.05], df = 1, p= [0.16, 0.08, 0.83]) sampled (all topotypes combinations tested). None of the culture resulted in virus isolation.

Brucellosis

Results for brucellosis in cattle were presented in [24]. A summary of cattle and buffalo results

Type of Interface		n=	Positive	Prevalence %	CI95%
No interface	Chikomedzi	104	0	0.0	<2.8
Fenced interface	Chizvirizvi	120	2	1.67	0.0-4.0
Unfenced interface	Malipati	195	2	1.03	0.0-2.4
	Pesvi	179	3	1.68	0.0-3.6
Total		598	7	1.17	0.3-3.1

Table 1: Bovine tuberculosis SCITT results between September 2007 and October 2009. “n” for sample size; CI95% for Confidence Interval at 95%.



Type of Interface			n=	Positive	Prevalence %	CI(95%)
No Interface	Chikombedzi	SAT 1	54	7	13.0	8.4-17.6
		SAT 2	54	3	5.6	2.4-8.7
		SAT 3	54	2	3.7	1.1-6.3
		Subtotal	54	7	13.0	8.4-17.5
Fenced Interface	Chizvirisvi	SAT 1	60	2	3.3	1.0-5.7
		SAT 2	60	4	6.7	3.4-9.9
		SAT 3	60	2	3.3	1.0-5.7
		Subtotal	60	4	6.7	3.4-9.9
Unfenced Interface	Malipati	SAT 1	70	5	7.1	4.1-10.2
		SAT 2	70	1	1.4	0.0-2.8
		SAT 3	70	2	2.9	0.1-4.8
		Subtotal	70	7	10.0	6.4-13.6
	Mabalauta (buffalo)	SAT 1	38	35	92.1	87.7-96.5
		SAT 2	38	26	68.4	60.9-75.9
SAT 3		38	25	65.8	58.1-73.5	
Total buffalo			38	36	94.7	91.1-98.3
Total cattle			184	18	9.8	7.6-12.0

**Table 2:** Foot and mouth disease serological results in cattle and buffalo using Liquid Phase bloquing ELISA during the October 2008 sampling. Serology was performed for the 3 SAT topotypes circulating in southern Africa. “n” for sample size; CI95% for Confidence Interval at 95%. Subtotals refer to the number of animal positive for one or more SAT in the village

Type of Interface		n=	Positive	Prevalence %	CI95%
No interface	Chikombedzi	180	19	10.5	6.0-15.1
Fenced interface	Chizvirizvi	60	0	0.0	<4.9
Unfenced interface	Pesvi	526	84	16.0	12.8-19.1
	Malipati	575	55	9.6	7.2-12.0
Total buffalo		38	0	0.0	<7.8
Total cattle		1341	158	11.8	10.0-13.5

**Table 3:** Brucellosis results between August 2007 and October 2009. “n” for sample size; CI95% for Confidence Interval at 95%. Positivity is decided upon consideration of positivity for both Rose-Bengal and cELISA tests.

Type of Interface		n=	Positive	Prevalence %	CI95%
No interface	Chikombedzi	52	4	7.7	0.4-15.0
Fenced interface	Chizvirizvi	59	5	8.5	1.3-15.6
Unfenced interface	Malipati	71	13	18.3	9.2-27.4
Total buffalo		38	2	5.3	0.0-12.5
Total cattle		182	22	12.1	7.3-16.8

**Table 4:** Rift valley fever Indirect ELISA results for October 2008. “n” for sample size; CI95% for Confidence Interval at 95%.

Type of Interface		n=	Positive (suspect)	Prevalence %	CI95%
No interface	Chikombedzi	51	0(3)	0.0	<5.8
Fenced interface	Chizvirizvi	60	0(4)	0.0	<5.0
Unfenced interface	Malipati	31	1(3)	3.2	0.0-9.5
	Pesvi	40	17(5)	42.5	27.0-58.0
Total buffalo	IFA test	27	1	3.7	0.0-11.0
	RT-PCR	17	15	88.2	72.4-100.0
Total cattle		182	18(15)	9.9	5.5-14.2

**Table 5:** Theileriosis Immuno Fluorescence Assay (IFA) results between August 2007 and September 2009. For buffalo, results for IFA and RT-PCR detection technique. “n” for sample size; CI95% for Confidence Interval at 95%.

Type of Interface		n=	Positive	Prevalence %	CI95%
No interface	Chikombedzi	52	25	48.1	34.4-61.2
Fenced interface	Chizvirizvi	59	32	54.2	41.4-67.1
Unfenced interface	Malipati	67	35	52.2	40.2-64.3
Total buffalo		21	0	0.0	<14.1
Total cattle		178	92	51.7	44.3-59.0

**Table 6:** Lumpy skin disease Viral Neutralization Test (VNT) results for October 2008. “n” for sample size; CI95% for Confidence Interval at 95%.

	No interface	Fenced	Unfenced 1 (Pesvi)	Unfenced 2 (Malipati)	Buffalo Population
FMD	+	+	NA	+	+++
bTB	0	0	0	0	+
RVF	+	+	NA	+	+
Br.	+	0	+	+	0
Th	0	0	+++	+	+++
LSD	+++	+++	+++	+++	0

**Table 7:** qualitative summary of disease detection results between cattle populations living at various wildlife/livestock interface and the buffalo population sampled. “0” = no detection; “+” = [>0;<20%]; “++” = [>20;<40%]; “+++” = >40%; “NA” = not done. FMD = foot and mouth disease, bTB = bovine tuberculosis, RVF = rift valley fever, Br = brucellosis, Th = cattle theileriosis, LSD = lumpy skin disease.

are presented in **Table 3**. No positive case was detected in the 38 buffalo sampled in 2008 and the 10 re-captured buffalos in 2009. No significant difference in brucellosis prevalence was detected between buffalo and cattle in Malipati, due mainly to small buffalo sample size (Fisher test,  $p = 0.06$ ). A significant difference was detected when comparing all sampled cattle versus buffalo (Fisher test,  $p = 0.03$ ). Brucellosis prevalence in cattle in Chizvirizvi was null and significantly different from that in Chikombedzi, Pesvi and Malipati, respectively (Chi-square test,  $\chi^2 = [4.86, 8.23, 4.56]$ ,  $df = 1$ ,  $p = [0.03, 0.004, 0.03]$ ). Finally, the prevalence in Pesvi was significantly higher than in Malipati (Chi-square test,  $\chi^2 = 7.41$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.006$ ).

### Rift valley fever

RVF antibodies were detected in both buffalo and in cattle populations (**Table 4**). No difference was detected in prevalence for RVF between cattle and buffalo and between cattle populations (Fisher test,  $p = [0.14-1]$  between cattle and buffalo; Fisher test,  $p = 0.19$  and  $0.21$  for no and fenced interface).

### Theileriosis (*T. parva*)

Theileria antibodies were detected in the unfenced cattle population and in the buffalo population. Only one buffalo was positive for the IFA test. However, 15 out of 17 RT-PCR tests for buffalo were positive. Cattle in Pesvi had a significantly higher prevalence compared to all the other cattle populations (Fisher test,  $p < 0.001$  except for Malipati  $p = 0.002$ ). No antibody was detected in the fenced and no interface areas (**Table 5**).

### Lumpy Skin Disease

Antibodies to LSD were detected in all the cattle populations tested, but not in the buffalo population (**Table 6**). No significant differences were observed between the different cattle populations (Fisher test,  $p = [0.75, 0.87, 1]$  for pairs of cattle populations).

### Synthesis of results

We summarize quantitatively the main results in **Table 7** for cattle and buffalo populations according to the type of interface.

## DISCUSSION

**H**ere we report evidences of infections by important pathogens in sympatric wild and domestic ungulate populations. Infection does not result systematically in disease (e.g. an infected reservoir host does not develop disease) but is an evidence of transmission of the pathogens to the host. The pathogens investigated cause bovine tuberculosis, foot and mouth disease, brucellosis, rift valley fever, theileriosis and lumpy skin disease. In Africa, brucellosis, cattle theileriosis caused by *Theileria parva* and LSD can decrease local livestock production [42, 43], FMD constrains international trade [44], bTB, RVF and Br can impact human health [45, 46] and bTB can be detrimental to wildlife health [25].

Results presented here do not present proofs of inter-species pathogen transmission. They provide a first screening of important infections in cattle populations at different wildlife/livestock interfaces that will require further investigations to understand pathogen dynamics at stake in these multi-host systems. Our knowledge

of the study area makes us believe that at unfenced interfaces cattle populations share more space and potential contacts with wildlife than with other cattle populations in different villages [47]. At the time of the study, little market opportunities due to national economic instability and minimal transport facilities on tough dust roads restrained significantly cattle exchanges between villages, even when distance between villages was only a few dozens of kilometers [48]. Cattle populations in each village could be considered as epidemiological units more or less exposed to wildlife and loosely connected to other cattle populations from distant villages. Results presented here (**Table 7**) are therefore informative on a disease-basis to inform animal and public health stakeholders about the infection burden of domestic and wild herbivores but also provide a first screening about differential infection that could spread at different wildlife/livestock interface.

In southern Africa, the African buffalo is the reservoir for bTB, FMD and cattle theileriosis [49]. In GNP, no disease monitoring had been carried out since the late 1990s. The current results confirm the potential role of this large ungulate species in the epidemiology of bTB, FMD and theileriosis (**Table 1, 2 & 5 and 7**). Veterinary management in southern Africa often aims at separating cattle from buffalo populations. FMD management has resulted in the erection of hundreds of kilometers of fences in the region [50]. The presence of antibodies in cattle populations tested, in the absence of recent vaccination against FMD (Governmental Veterinary Services, personal communication), indicates a recent circulation of FMD virus in cattle (no information on topotypes circulating could be inferred from serological results). The veterinary fence around

GNP was largely destroyed during the early 2000s. FMD outbreaks in cattle populations of the South East Lowveld of Zimbabwe have been recorded (Governmental Veterinary Services, personal communication). This FMD circulation occurred in all cattle populations tested in this study. These results are in agreement with a local circulation of FMD in this district since the beginning of the 21st century and support the hypothesis that the buffalo population in GNP could act as reservoir for FMD for cattle populations. According to this scenario, FMD epidemics started by primary outbreaks at the buffalo/cattle interface would spread locally with cattle to cattle transmission explaining why cattle population far from the wildlife/livestock interface would also test seropositive. On-going surveillance will investigate if cattle populations at the interface are more at risk of FMD than populations not exposed to buffalo populations.

De Garine-Wichatitsky et al. [26] described the emergence of bTB in buffalo from GNP from a strain originating from KNP. In 2009, ten buffalos which tested negative during the initial sampling in 2008 were re-sampled and one tested positive to IFG test, indicating the spread of the disease. Bovine TB prevalence in buffalo in southern KNP, initially introduced by cattle, has reached 35-40% [52] and seems to be stabilized. It is therefore likely that bTB prevalence in buffalo in GNP will increase in the coming years. Even if the SCITT prevalence was significantly different from zero when all cattle samples were combined, no SCITT positive cattle were confirmed positive with the IFG test, at post-mortem examinations and with lymph node cultures (the golden standard for bTB) [53]. Therefore, the presence of bTB could not be confirmed in the cattle population sampled in our study. This absence of confirmation of bTB

in cattle supports the hypothesis that bTB has only been recently introduced in the buffalo population and identifies a risk of emergence of bTB in cattle in this area (according to OIE, Zimbabwe is considered free from bTB since 1996 in cattle). Although eradication of bTB is unlikely when a wild maintenance reservoir host is infected [54, 55], a mitigation strategy should be developed and implemented to reduce the likelihood and impacts of bTB spreading to other wildlife reservoir in GNP, cattle populations and eventually humans in and around the park.

Cattle theileriosis can cause severe mortality in cattle [41]. The low prevalence in buffalo detected with the IFA test contrasts with the high prevalence detected with the RT-PCR technique. We assume that a problem occurred during the running of the IFA test for buffalo as the prevalence of buffalo for theileriosis is usually similar to the one found with RT-PCR [35]. Cattle to cattle transmission is supposed to be rare. The absence of *T. parva* antibodies in cattle population with no wildlife interface (Chikombedzi) or with an intact and large ungulate-proof fence at the wildlife/livestock interface (Chizvirizvi), but their detection in cattle in Malipati and Pesvi, assumed to be sympatric with buffalo, strongly suggests that the origin of the *Theileria* infection in cattle is in buffalo. The direct transmission of *Theileria parva* from buffalo to cattle is associated with the buffalo-derived theileriosis commonly referred to as corridor disease (CD). Corridor disease usually causes severe mortality in cattle [41, 51]. Only a few CD outbreaks in cattle were reported in this region prior and during the study. To our knowledge, one case of theileriosis mortality was reported in Malipati during the wet season 2008-2009 with less than 10 cattle reported dead (Governmental Veterinary Services, personal

communication). These results suggest that contrary to common belief [35], cattle population living in close and constant contact with buffalos may support *Theileria parva* infection without high mortality.

Brucellosis (*Brucella abortus*) was not detected in 38 buffalos in 2008 and in 10 re-captured buffalos in 2009, which contrasts with previous studies in other areas of Zimbabwe and Southern Africa [56, 57]. However, brucellosis was detected in all cattle populations except at the fenced interface [24]. The absence of brucellosis in buffalo is counter-intuitive and could be explained by: 1) a small buffalo sample size; 2) some cattle herding strategies such as cattle kraaling at night which could reduce the potential for buffalos getting infected from abortion products left by cattle; 3) a possible isolation of the buffalo population in GNP from other infected buffalo populations such as the KNP buffalo population, more than 40kms away, on the other side of the Sengwe Communal Land albeit this last hypothesis seems to contradict the hypothesis of a spread of bTB from KNP to GNP across the Limpopo River.

The role of wildlife in the epidemiology of RVF and LSD is unclear [31, 49]. Antibodies in African buffalo for both diseases have been found during previous studies [30, 58]. However, as both RVF and LSD are mainly vector-borne diseases, the epidemiology is also dependent on the population dynamics of mosquito vectors [59]. The RVF prevalence observed in the absence of outbreaks suggests an inter-epizootic maintenance of the disease, possibly by trans-ovarian transmission of the virus in mosquitoes [60] with involvement of wildlife reservoirs, as buffalos tested positive. For LSD, no antibodies were detected in the buffalo population. High prevalence was observed in all cattle populations

(Table 6) which correlates with observed LSD symptoms detected in the cattle populations in 2007 (Caron, personal communication). These results suggest that the risk of disease spread from one side of the interface to the other varies among pathogens. The role of the interface cannot be proven here as other factors could explain the differences observed: the main factor could be cattle to cattle contacts or exchanges between villages facilitating the spread of pathogens between cattle populations at different interfaces. As mentioned previously, this hypothesis cannot be ruled out and would explain the widespread occurrence of FMD in all cattle populations. However, the present study confirms that the buffalo population could represent a risk of cattle infection by bTB, FMD, theileriosis, as suggested by the literature. On the other hand, cattle could represent a risk for buffalo for Br and hypothetically RVF and LSD (Table 7) if results of these studies are confirmed. This heterogeneity of the sanitary risk across the interface can be explained by the different modes of transmission of pathogens considered. Bovine tuberculosis can be transmitted by direct or indirect contact between hosts [61]. The use of common water holes or grazing areas by buffalo and cattle in unfenced interfaces could result in inter-species transmission of the disease. Cattle owners in Pesvi reported seeing their cattle grazing with buffalos indicating that direct inter-species contact are possible at the unfenced interfaces. In southern Africa, FMD is exclusively transmitted by direct contact, the hot environment precluding long distance transmission as in Europe [62]. Direct contacts between buffalo and cattle were only possible at the two unfenced interfaces. Fences limit the spread of FMD viruses from buffalo to cattle by constraining host mobility, although other wild

ungulate species have been involved in FMD transmission [63]. Interspecific transmission of brucellosis requires close contact between a naive individual and abortion products, within a few hours after being dropped on the ground [24]. The use of a shared habitat may result in brucellosis transmission [64]. However cattle herding and management strategies (e.g. cattle kraaled at night) may result in different temporal patterns of habitat use and thus asymmetric risks of brucellosis transmission. The different modes of transmission between bTB and brucellosis and the type of buffalo/buffalo interaction between GNP and KNP could explain the different patterns of occurrence observed for both infections across the interface. This hypothesis could conciliate apparently contradictory transmission hypotheses previously presented for bTB and Br. Theileriosis, RVF and LSD are vector-borne diseases: the former is transmitted by ticks and the remaining two by mosquitoes. Vectors are restricted to specific habitats and have limited movement capacities compared to their hosts. However, as long as vectors and wild and domestic hosts share common habitats, even at different times, the transmission of vector-borne diseases may occur. A fence will not limit the transmission of mosquito-borne diseases at the wildlife/livestock interface as the vector mosquito can fly towards animals across the barrier. Therefore management for these vector-borne diseases should concentrate on vector control or immunization of livestock. However, a fence could limit the spread of some ticks quite effectively, particularly those that feed on large ungulates, as they rely on animals to move them from one place to the other. The vector of buffalo-derived *Theileria parva* infection, *Rhipicephalus appendiculatus* and *Rhipicephalus Zambeziensis* are mainly monotropic ticks which feed mainly on



large domestic (cattle) and wild ungulates. Large ungulates can neither go through an intact game fence nor jump over it (with some exceptions see [63]). It is therefore possible to control cattle theileriosis using game fences. Intact game fences around Malilangwe conservancy can account for the absence of detection of *T. parva* in Chizvirizvi.

The patterns of host movements influenced by the heterogeneous distribution of resources in the landscape determine the rate of inter-host contacts. Seasonal variations in transmission patterns are expected as host and vector ecology varies throughout the year [66]. In addition, predicted climate change and its consequences at the ecosystem level will probably modify the pathogen dynamics in multi-host systems as hosts, vectors and pathogens ecology will adapt to new environmental conditions [67]. Proper analytical approaches should be developed to study the wild and domestic host interactions, controlling for external factors such as cattle to cattle transmission, in order to understand and control pathogen transmission in these multi-hosts systems. The development of methodology using telemetry, molecular epidemiology and community ecology should promote relevant tools to study the ecology of disease transmission in multi-host systems [68].

Disease control measures such as fences, vaccination or vector control and their target in TFCA needs to be carefully balanced [49]. First, control measures targeted at livestock appear to be the least invasive for natural systems (even if acaricide control on cattle can shift tick host preference; [65]). Second, the difficulty to apply control measures in wildlife and the lack of experience of interventions in wildlife render

outcomes of control measures uncertain. Thirdly, environmental control measures, such as fencing, can compromise conservation objectives such as increasing connectivity between protected areas. These considerations imply that disease management decisions need to be debated within a larger framework than the veterinary and economic perspective.

In conclusion, the results presented in this paper on buffalo/cattle infection burden in a southern African TFCA indicate that the type of wildlife/livestock interface can influence the diversity of pathogens and their intensity of transmission between wild and domestic ungulate populations. If this study provides a first comparison of infection burden between sympatric wild and domestic ungulates and improves the current understanding of these wildlife/domestic interfaces, additional studies are needed to fully understand the epidemiological mechanisms at stake. Livestock keeping is critical for small-scale farmers living in TFCA in Southern Africa, not only from a socio-economic point of view but also from a public health perspective. In these communities, the prevalence of HIV is high and the consequences on the immuno-suppression of human populations such as a higher susceptibility to zoonoses are expected [48, 69]. In addition, poor health facilities or difficulty to access public health services increase the impact of diseases in human populations. The presence of RVF and brucellosis in cattle and the risk of spill-over of bTB to cattle from buffalos increase the risk of transmission to humans. We therefore advocate for a "One Health" approach in these ecosystems, integrating veterinary and public health studies [3]. Tackling the disease issue at the wildlife/livestock/human interface will be a key aspect for the success of TFCA in southern Africa.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This work has been possible thanks to a trustful collaboration between research (University of Zimbabwe and Cirad) and technical institutions, particularly the Governmental Veterinary Services and the Park and Wildlife Management Authority of Zimbabwe. The Veterinary Services of Kruger National Park in South Africa assisted in the recapture of buffalos for bTB testing. This work was conducted within the framework of the Research Platform "Production and Conservation in Partnership" (RP-PCP) and the Animal and Human Health Environment and Development initiative (AHEAD). The project was funded by the European PARSEL project and by the Ministère Français des Affaires Etrangères through the French Embassy in Zimbabwe (RP-PCP grant 2008 & 2009).

## REFERENCES

1. Dzingirai V, et al. On the edge of state and economy. In: Andersson J, et al., eds. People and Transfrontier Conservation Areas: Living on the Edge. London, UK: Earthscan, in press.
2. Cumming DHM. Study on the Development of Transboundary Natural Resource Management Areas in Southern Africa--Environmental Context: Natural Resources, Land Use, and Conservation. Washington DC, USA: Biodiversity Support Program; 1999.
3. Osofsky SA, Cumming HM, Kock MD. Transboundary Management of Natural Resources and the Importance of a "One Health" Approach. In: Fearn E, ed. State of the Wild: A global Portrait of Wildlife, Wildlands, and Oceans. Washington, Covelo, London: Island Press, 2008,

pp.89-98.

4. Wolmer W. Transboundary conservation: the politics of ecological integrity in the Great Limpopo Transfrontier Park. Brighton: Institute of Development Studies; 2003.
5. Andersson J, et al. People at wildlife frontiers in southern Africa. In: Andersson J, et al., eds. People and Transfrontier Conservation Areas: Living on the Edge. London, UK: Earthscan, 2012, pp.1-11.
6. Hoare RE. Determinants of human-elephant conflict in a land-use mosaic. Journal of Applied Ecology 1999; 36: 689-700.
7. Cleaveland S, Laurenson MK, Taylor LH. Diseases of humans and their domestic mammals: Pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. Proceedings of the Royal Society of London Series B 2001; 356(1411): 991-9.
8. Cumming DHM. Sustaining animal health and ecosystem services in large landscapes – 2nd Draft: Wildlife Conservation Society; 2004.



9. Baudron F, et al. Comparative performance of conservation agriculture and current small-holder farming practices in semi-arid Zimbabwe. *Field Crops Research* 2012; 132: 117-28.
10. Bedelian C, Nkedianye D, Herrero M. Maasai perception of the impact and incidence of malignant catarrhal fever (MCF) in southern Kenya. *Preventive Veterinary Medicine* 2007; 78(3-4): 296-316.
11. Rouquet P, et al. Wild animal mortality monitoring and human Ebola outbreaks, Gabon and Republic of Congo, 2001-2003. *Emerging Infectious Diseases* 2005; 11(2): 283-90.
12. Cleaveland S, et al. Serological and demographic evidence for domestic dogs as a source of canine distemper virus infection for Serengeti wildlife. *Veterinary Microbiology* 2000; 72(3-4): 217-27.
13. Kock RA, et al. Re-infection of wildlife populations with rinderpest virus on the periphery of the Somali ecosystem in East Africa. *Preventive Veterinary Medicine* 2006; 75(1-2): 63-80.
14. Artois M, et al. La faune sauvage et les maladies émergentes. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 2006; 25(3): 897-912.
15. Kock R. What is this Infamous "Wildlife/livestock Interface?" A Review of Current Knowledge. In: Ososfsky S, et al., eds. *Conservation and Development Interventions at the Wildlife/Livestock Interface: Implications for Wildlife, Livestock and Human Health*. Gland, Switzerland, Cambridge, UK: IUCN, 2005, pp.xxxiii+220.
16. de Garine-Wichatitsky M, et al. Consequences of animals crossing the edges of Transfrontier Parks. In: Andersson J, et al., eds. *People and Transfrontier Conservation Areas: Living on the Edge*. London: Earthscan, 2012, pp.137-62.
17. Ferguson K, Hanks J. Fencing Impacts: A review of the environmental, social and economic impacts of game and veterinary fencing in Africa with particular reference to the Great Limpopo and Kavango-Zambezi Transfrontier Conservation Areas. Pretoria, South Africa; 2010.
18. Suttmoller P, et al. The foot-and-mouth disease risk posed by African buffalo within wildlife conservancies to the cattle industry of Zimbabwe. *Preventive Veterinary Medicine* 2000; 44(1-2): 43-60.
19. Coetzer JAW, Tustin RC. *Infectious Diseases of Livestock*. Pretoria, South Africa: Oxford University Press, 2004.
20. Gandiwa E, Zisadza P. Wildlife management in Gonarezhou National Park, Southeast Zimbabwe: Climate change and implication for management. *Nature & Fauna* 2010; 25(1): 101-10.
21. Scoones I. Coping with Drought: Responses of Herders and Livestock in Contrasting Savanna Environments in Southern Zimbabwe. *Human Ecology* 1992; 20(3): 293-314.
22. Cumming DHM. Wildlife, livestock and food security in the South East Lowveld of Zimbabwe. In: Ososfsky S, et al., eds. *Conservation and Development Interventions at the Wildlife/Livestock Interface: Implications for Wildlife, Livestock and Human Health*. Gland, Switzerland, Cambridge, UK: IUCN, 2005, pp.xxxiii+220.
23. Clegg S. An inventory of the wildlife distribution and potential of the South East Lowveld, Zimbabwe. Chiredzi, Zimbabwe: Malilongwe Trust; 2007 07.2007.
24. Gomo C, et al. Survey of brucellosis at the wildlife-livestock interface on the Zimbabwean side of the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area. *Trop Anim Health Prod* 2012; 44(1): 77-85.
25. Caron A, Cross PC, du Toit JT. Ecological implications of bovine tuberculosis in African Buffalo herds. *Ecological Applications* 2003; 13(5): 1338-45.
26. de Garine-Wichatitsky M, et al. Bovine tuberculosis in Buffaloes, Southern Africa. *Emerging Infectious Diseases* 2010; 16(5): 884-5.
27. Van Bekkum JG, et al. Observations on the carrier state of cattle exposed to foot-and-mouth disease virus. *Tijdschrift voor Diergeneeskunde* 1959; 84: 1159-64.
28. Lesslie IW, Herbert CN. Comparison of the specificity of human and bovine tuberculin PPD for testing cattle: National trial in Great Britain. *Veterinary Record* 1975; 96: 338-41.
29. Shirima GM, Kazwala RR, Kambarage DM. Prevalence of bovine tuberculosis in cattle in different farming systems in the eastern zone of Tanzania. *Preventive Veterinary Medicine* 2003; 57: 167-72.
30. Davies FG. The Possible Role of Wildlife as Maintenance Hosts for Some African Insect-Borne Virus Diseases. In: Karstad L, Nestel B, Graham M, eds. *Wildlife disease research and economic development*. Kabete, Kenya: IDRC, 1981: 24-7.
31. Hedger RS, Hamblin C. Neutralising antibodies to lumpy skin disease virus in African wildlife. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases* 1983; 6(3): 209-13.
32. Condry JB, et al. The duration of the foot-and-mouth disease virus carrier state in African buffalo (i) in the individual animal and (ii) in a free-living herd. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases* 1985; 8(3-4): 259-65.
33. Anderson EC, Rowe LW. The prevalence of antibody to the viruses of bovine virus diarrhoea, bovine herpes virus 1, rift valley fever, ephemeral fever and bluetongue and to *Leptospira* sp in free-ranging wildlife in Zimbabwe. *Epidemiol Infect* 1998; 121(2): 441-9.
34. Kalema-Zikusoka G, et al. A preliminary investigation of tuberculosis and other diseases in African buffalo (*Syncerus caffer*) in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 2005; 72(2): 145-51.
35. Sibeko K, et al. Development and evaluation of a real-time polymerase chain reaction test for the detection of *Theileria parva* infections in Cape buffalo (*Syncerus caffer*) and cattle. *Vet Parasitol* 2008; 155(1-2): 37-48.
36. Muma JB, et al. Serosurvey of *Brucella* spp. infection in the Kafue Lechwe (*Kobus lechwe kafuensis*) of the Kafue flats in Zambia. *Journal of Wildlife Diseases* 2010; 46(4): 1063-9.
37. Grobler DG, et al. The gamma-interferon

- test: its usefulness in a bovine tuberculosis survey in African buffaloes (*Syncerus caffer*) in the Kruger National Park. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 2002; 69(3): 221-7.
38. R Development Core Team. R: A language and Environment for Statistical Computing. In: *Computing RfS*, ed. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2011.
39. Newcombe RG. Interval Estimation for the Difference Between Independent Proportions: Comparison of Eleven Methods. *Statistics in Medicine* 1998; 17: 873-90.
40. Fisher RA. The logic of inductive inference. *Journal of Royal Statistical Society Series A* 1935; 98: 39-54.
41. Uilenberg G. Immunization against diseases caused by *Theileria parva*: a review. *Tropical Medicine and International Health* 1999; 4(9): A12-20.
42. Muma JB, et al. Prevalence of antibodies to *Brucella* spp. and individual risk factors of infection in traditional cattle, goats and sheep reared in livestock-wildlife interface areas of Zambia. In: *Tropical Animal Health and Production*, 2006: 195-206.
43. Latif AA, et al. Exposure of cattle immunized with different stocks of *Theileria parva* to buffalo-associated *Theileria* challenge on two game parks in Zimbabwe. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 2001; 68(3): 197-201.
44. Bruckner GK, et al. Foot and mouth disease: the experience of South Africa. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 2002; 21(3): 751-64.
45. Marcotty T, et al. Zoonotic tuberculosis and brucellosis in Africa: neglected zoonoses or minor public-health issues? The outcomes of a multi-disciplinary workshop. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology* 2009; 103(5): 401-11.
46. Archer BN, et al. Outbreak of Rift Valley fever affecting veterinarians and farmers in South Africa, 2008. *South African Medical Journal* 2011; 101(4): 263-6.
47. Murwira A, et al. Resource gradients and movements across the edge of transfrontier parks. In: Andersson J, et al., eds. *People and Transfrontier Conservation Areas: Living on the Edge*. London, UK: Earthscan, 2012, pp.123-36.
48. Giller K, et al. Population and livelihoods on the edge. In: Andersson J, et al., eds. *People and Transfrontier Conservation Areas: Living on the Edge*. London, UK: Earthscan, 2012, pp.62-88.
49. Bengis RG, Kock RA, Fisher J. Infectious animal diseases: the wildlife/livestock interface. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 2002; 21(1): 53-65.
50. FAO, OIE. Progressing towards Foot and Mouth Disease (FMD) Control and OIE recognized status of SADC Member States. Gaborone, Botswana: FAO/OIE; 2011.
51. Latif AA, et al. Buffalo-associated *Theileria parva*: the risk to cattle of buffalo translocation into the Highveld of Zimbabwe. *Ann NY Acad Sci* 2002; 969: 275-9.
52. Rodwell TC, et al. Prevalence of bovine tuberculosis in African buffalo at Kruger National Park. *Journal of Wildlife Diseases* 2001; 37(2): 258-64.
53. Tschopp R, et al. Bovine Tuberculosis at the Wildlife-Livestock-Human Interface in Hamar Woreda, South Omo, Southern Ethiopia. *PloS One* 2010; 5(8): e12205.
54. De Lisle GW, et al. Tuberculosis in free-ranging wildlife: Detection, diagnosis and management. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 2002; 21(2): 317-34.
55. Michel AL, et al. Wildlife tuberculosis in South African conservation areas: Implications and challenges. *Veterinary Microbiology* 2006; 112: 91-100.
56. Madsen M, Anderson EC. Serologic survey of Zimbabwean wildlife for brucellosis. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 1995; 26(2): 240-5.
57. Chaparro F, al. e. A serological survey for brucellosis in buffalo (*Syncerus caffer*) in the Kruger National Park. *Journal of South African Veterinary Association* 1990; 61(3): 110-1.
58. Davies FG. Observations on the epidemiology of lumpy skin disease in Kenya. *Journal of Hygiene of Cambridge* 1982; 88: 95-102.
59. Chihota CM, et al. Mechanical transmission of lumpy skin disease virus by *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Epidemiol Infect* 2001; 126: 317-21.
60. Rostal MK, et al. Identification of potential vectors of and detection of antibodies against Rift Valley Fever virus in livestock during interepizootic periods. *American Journal of Veterinary Research* 2010; 71(5): 524-8.
61. Tanner M, Michel AL. Investigation of the viability of *M. bovis* under different environmental conditions in the Kruger National Park. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 1999; 66(3): 185-90.
62. Thomson GR, Vosloo W, Bastos AD. Foot and mouth disease in wildlife. *Virus Research* 2003; 91(1): 145-61.
63. Hargreaves SK, et al. An investigation into the source and spread of foot and mouth disease virus from a wildlife conservancy in Zimbabwe. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 2004; 23(3): 783-90.
64. Nishi JS, Stephen C, Elkin BT. Implications of agricultural and wildlife policy on management and eradication of bovine tuberculosis and brucellosis in free-ranging wood bison of northern Canada. *Ann NY Acad Sci* 2002; 969: 236-44.
65. de Meeus T, et al. Swift sympatric adaptation of a species of cattle tick to a new deer host in New-Caledonia. *Infection, Genetics and Evolution* 2010; 10: 976-83.
66. Altizer S, Bartel R, Han BA. Animal Migration and Infectious Disease Risk. *Science* 2011; 331(6015): 296-302.
67. Lafferty KD. The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology* 2009; 90(4): 932-3.
68. Caron A, Morand S, Garine-Wichatitsky M. Epidemiological Interaction at the Wildlife/Livestock/Human Interface: Can We Anticipate Emerging Infectious Diseases in Their Hotspots?



A Framework for Understanding Emerging Diseases Processes in Their Hot Spots. In: Morand S, Beaudreau F, Cabaret J, eds. New Frontiers of Molecular Epidemiology of Infectious Diseases: Springer Netherlands, 2012, pp.311-32.

69. Lloyd-Smith JO, Poss M, Grenfell BT. HIV-1/parasite co-infection and the emergence of new parasite strains. Parasitology 2008; 135(7): 795-806.

## ANNEXE 2

---

CONTACT RATES WITH BUFFALO EXPLAIN FOOT-AND-MOUTH DISEASE DYNAMICS IN CATTLE AT THE PERIPHERY OF TRANS-FRONTIER CONSERVATION AREAS IN SOUTHERN AFRICA

(Submitted to Ecosphere - minor revision)

Eve Miguel<sup>1,2,3,4</sup>, Vladimir Grosbois<sup>1</sup>, Alexandre Caron<sup>1-4</sup>, Thierry Boulinier<sup>3</sup>, Hervé Fritz<sup>2</sup>, Daniel Cornélis<sup>1</sup>, Chris Foggin<sup>5</sup>, Pious V Makaya<sup>6</sup>, Priscillia T Tshabalala<sup>6</sup>, Michel de Garine-Wichatitsky<sup>1-4</sup>

<sup>1</sup> Cirad UPR AGIRs, Department Environment and Society, France Montpellier

<sup>2</sup> CNRS - LBBE UMR 5558, UCB Lyon Villeurbanne, France

<sup>3</sup> CNRS - CEFE UMR 5175, Montpellier, France

<sup>4</sup> Cirad Harare P.O. Box 1378, Zimbabwe

<sup>5</sup> Governmental Veterinary Services: Wildlife unit, Harare, Zimbabwe

<sup>6</sup> Governmental Veterinary Services: Veterinary Diagnostic and Research Branch, Harare, Zimbabwe

ABSTRACT

Wildlife is a maintenance host for several significant livestock diseases. Interspecific pathogen transmission often occurs at wild-domestic interfaces within complex socio-ecological systems but is yet poorly studied. We investigated the relationship between the dynamics of foot and mouth disease (FMD) in vaccinated or unvaccinated cattle populations and the frequency of contacts with African buffalo at different buffalo-cattle interfaces.

A total of 36 GPS collars were deployed on African buffalo (*Syncerus caffer*) and cattle (*Bos taurus*, *Bos indicus*) to assess contact patterns at the periphery of 3 protected areas in Zimbabwe. Simultaneously, a longitudinal survey of 300 cattle with five repeated sampling sessions on known individuals during 16 months was undertaken. Immunological assays (ELISAs), that allowed tracking the production of antibodies following infection or vaccination, were used to assess serological transitions (i.e. incidence and reversion) in the surveyed cattle. Variation in rates of serological transitions across seasons, sites and as a function of the frequency of contact with buffalo was analyzed using generalized linear mixed models.

The incidence in the cattle populations of FMD antibodies produced following infection varied among sites and as a function of contact rates with African buffalo. The incidence was higher for sites which had substantial interactions between the two species. The serological incidence was also related to seasons, being higher during the dry season. The reversion rate pattern was the opposite of this incidence rate pattern. Vaccination seemed partly efficient at the individual level, but it did not prevent the diffusion of FMD viruses from the wild reservoir host to the domestic cattle population. Furthermore, antibodies were detected in areas where cattle had not been vaccinated, suggesting that the virus may have spread without being detected.

Access to resources shared by wild reservoir and livestock, particularly water and grazing areas during the dry season, could explain the observed patterns of FMD transmission. We discuss how insights on ecological processes leading to wildlife-livestock contacts may provide some innovative solutions to improve FMD management, including surveillance, prevention or control of buffalo-borne outbreaks, by adopting strategies targeting risky areas and periods.

**Key words:** African buffalo (*Syncerus caffer*) – wildlife-livestock interface – vaccination – foot and mouth disease – disease ecology



## INTRODUCTION

**A**lthough wildlife reservoirs have been identified for several significant livestock diseases (Bengis et al. 2004) and emerging or re-emerging infectious diseases with high pandemic potential (Taylor et al. 2001, Patz et al. 2004, Lloyd-Smith et al. 2009), the circumstances leading to pathogen spillover between sympatric wild and domestic hosts (and potentially humans) often remain poorly documented. Because most wildlife species have a secretive nature, direct or indirect contacts at wildlife-domestic interfaces are rarely quantified (Patz et al. 2004, Smieszek 2009). Furthermore, contacts between wildlife and livestock result from an intricate interplay between drivers of different natures, including biophysical features (e.g. rainfall, soil type, topography), ecological traits (e.g. foraging and spatial behaviors) and human practices (e.g. livestock husbandry, wildlife management). Multi-host epidemiological systems at wild-domestic interfaces are thus particularly complex.

Foot and mouth disease (FMD) provides an appropriate model to study pathogen ecology at wildlife-domestic interfaces (Brahmbhatt et al. 2012). This disease is due to an aphtovirus that can infect ungulates and is highly contagious with a basic reproductive number varying from 2 to 38 depending on climatic conditions (Haydon et al. 1997). FMD has important economic impacts and constrains exporting countries to implement massive control programs (e.g. through culling or vaccination) (Paton et al. 2009). FMD is widespread worldwide and only 7 serotypes of the virus have been identified.

Following the successful eradication of rinderpest, the World Organization for Animal Health (OIE) targets FMD as the next livestock disease to be eradicated. Because of its economic implications for animal production in non endemic areas, such as Europe, FMD epidemiology has been well studied in high density domestic populations (Cottam et al. 2008), and in most parts of the world eradication is a reachable objective (Melo et al. 2002). However, in Africa the buffalo (*Syncerus caffer*) is a local reservoir of FMD (Thomson et al. 2003, Bengis et al. 2004). As this emblematic wild species is also a key species in savannah ecosystems, eradication of FMD from endemic areas is currently impossible, because culling or vaccinations of buffalo are not an option. Understanding FMD spillover at wildlife-domestic interfaces in Africa is therefore crucial to control this important disease and foresee a possible FMD management strategy on the continent.



In southern Africa, 3 main FMD virus sero-types are frequently detected: SAT1, SAT2 and SAT3 (Southern African Territories) (Rweyemamu et al. 2008, Paton et al. 2009), among which no cross-immunity has been observed. The three SATs circulate in domestic and wild populations. The African buffalo has been shown to carry asymptomatic infections and excrete viral particles, while the domestic hosts also show symptoms (Vosloo et al. 2002a, Thomson et al. 2003, Grubman and Baxt 2004, Paton et al. 2009, Ayebazibwe et al. 2010). Vaccination programs are regularly implemented in cattle close to FMD-infected buffalo source populations, but such programs compromise the detection of viral circulation in host populations without the use of serological tests that allow differentiating between viral and vaccinal antibodies. The virus is highly contagious and can be transmitted via direct contact between individuals, but also via environmental contamination, although climatic



conditions in Africa limit this transmission route (OIE 2009, Lefèvre et al. 2010). FMD ecology at buffalo-cattle interfaces is thus likely to depend on three important processes: inter-species contacts, within-species viral circulation and vaccination-induced immunity. To our knowledge, empirical investigation of the interplay of these processes in situ is lacking, partly because of the difficulty to assess the intensity and frequency of host contacts.

In the present paper, the transmission of FMD from African buffalo to cattle (*Bos taurus* / *Bos indicus*) is investigated in Zimbabwe in and around three protected areas. The economic breakdown in Zimbabwe between 2000 and 2008 and the consecutive decrease in the ability of governmental services to fulfill their duties have led to a resurgence of FMD outbreaks at the country level with recurrent epidemic peaks during dry seasons in districts close to national parks (Governmental Veterinary Services, personal communication). Outbreak descriptions report a high proportion of mild and sub-clinical cases (Kennedy et al. 1984), suggesting that the virus can spread for relatively long periods of time while remaining undetected (Jori et al. 2009). These reports point at the buffalo-cattle interface as the source of FMD outbreaks. Ring FMD vaccination around outbreaks is the current control option for the Government Veterinary Services. It is nevertheless not clear how potential seasonal variations in contact rates between buffalo and cattle changes in relation to environmental conditions and whether the occurrence of vaccination campaigns actually affect the circulation of the virus.

In order to address this issue, we undertook in parallel (1) a telemetry-based movement survey of sympatric buffalo and cattle populations to



describe patterns of inter-species contacts; and (2) a longitudinal serological survey at the individual level to describe the dynamics of FMD infection and immunity responses in cattle populations. In addition, we considered the role of cattle vaccination on FMD epidemiological dynamics in cattle populations. We predicted that FMD prevalence and incidence in cattle would increase with increasing levels of interaction with buffalo. We also expected that the vaccination should decrease the level of natural incidence and increase the level of immunity at the population level.

METHODS

Study sites

The study was carried out between April 2010 and September 2011, in three Zimbabwean

sites located in two TransFrontier Conservation Areas (TFCAs) including interfaces between wildlife and domestic animals: (1) Malipati Communal Land (CL)/Gonarezhou National Park (NP), (2) Pesvi CL/Kruger NP both within the Great Limpopo (GL-TFCA), (3) Dete CL/Hwange NP within the KAvango-ZAmbezi (KAZA-TFCA) (Fig.1). Telemetry and serological protocols were conducted simultaneously in these three sites. Unfenced or unmaintained fenced (and therefore largely permeable) interfaces in the three sites could in principle not prevent wild and domestic ungulates movements across the land-use boundaries. In parallel, serological surveys in cattle populations living far from wildlife interface were implemented in two sites as 'negative control': Tinde (30 km from KAZA-TFCA) and Choumpani (20 km from GL-TFCA).

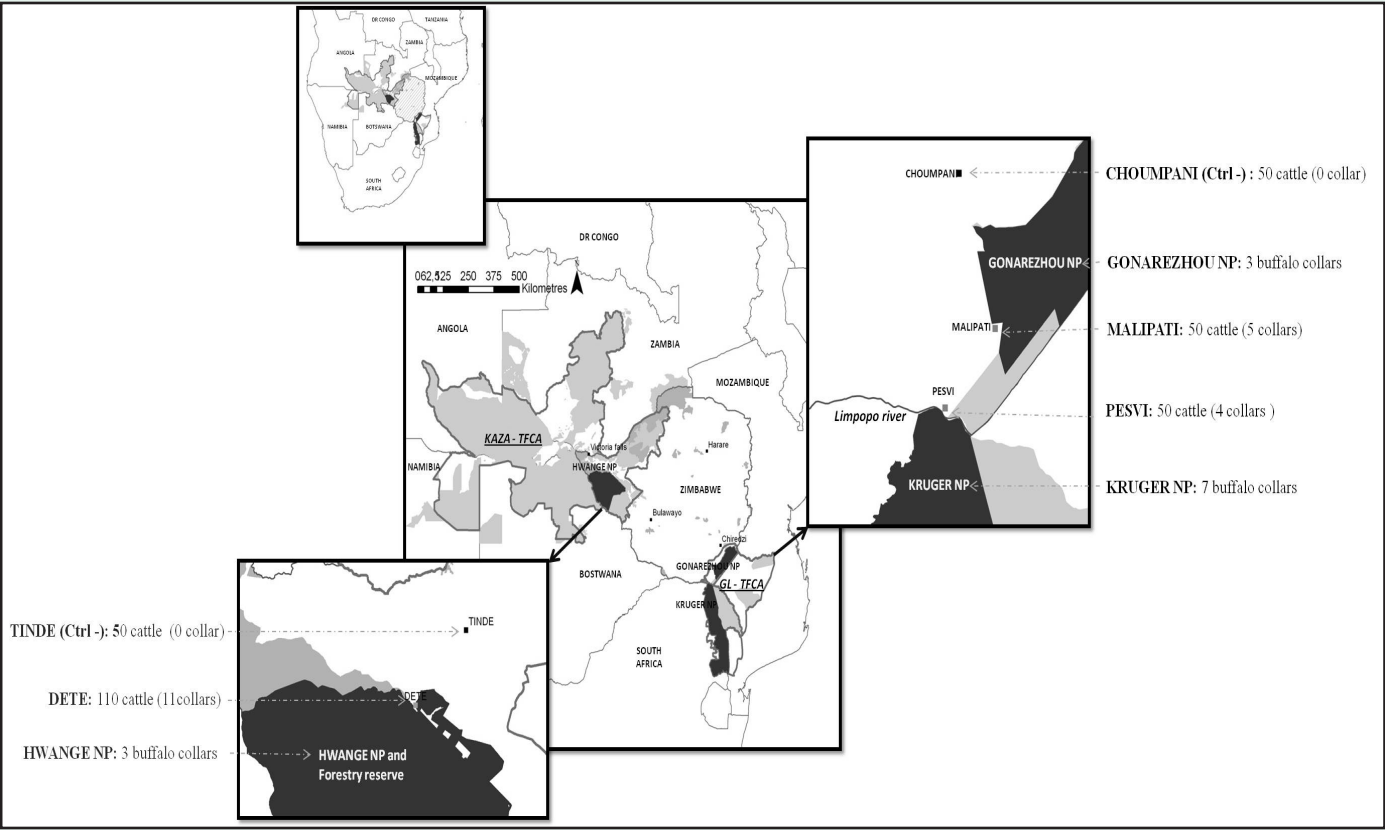


FIG. 1. Study sites and experimental design at protected areas borders in Zimbabwe (southern Africa).

Seasonal climatic patterns are relatively similar in the five sites with a rainy season from December to March followed by a cold dry season between April and July and a hot dry season from August to November (according to precipitation data available on world.climate.com). A detailed description of the characteristics of these three interfaces is provided in Appendix1.

Human activities in the communal areas outside national parks essentially consist in subsistence farming with small-scale livestock production. Small herds are bred extensively with on average 12 heads of cattle and small ruminants (goats and a few sheep) per herder, according to the district veterinary services of Chiredzi and Cross Dete. Cattle vaccination strategies differed among sites during the study period. There was no vaccination in the KAZA-TFCA (Dete-Hwange) and Tinde, whereas three sessions took place in the GL-TFCA (Pesvi-Kruger, Malipati-Gonarezhou) and Choumpani. According to district veterinary services data, the proportion of cattle vaccinated was lower in Pesvi-Kruger than in Malipati-Gonarezhou and Choumpani (Appendix2). The vaccine used is trivalent (Aflavax) and contains all three SATs.

GPS tracking protocol

We used Global Positioning System (GPS) collars to monitor the movements and contacts between selected cattle and buffalo herds simultaneously in the three sites. A total of 36 GPS UHF collars (manufactured by African Wildlife Tracking) were fitted on adult female cattle and buffalo (out of which three broke down) (Fig.1). The GPS were scheduled to acquire one location per hour. The data acquisition periods extended from April 2010 to August-September 2011 in Dete-Hwange, from March 2010 to May 2011 in Malipati-Gonarezhou and from June 2010 to July 2011 in Pesvi-Kruger. One collar was fitted

per herd for the cattle and 2 to 4 for the buffalo. In order to track the movements of each cattle herd, the dominant female, according to their owner's perception, was fitted with a collar. Cattle herds were usually confined at night in 'kraals' (enclosures). During the day, herds were commonly oriented by a herder to grazing areas and watering points where they were left free to forage and drink. Wildlife census data (Park and Wildlife Management Authority - PWMA, Cirad and CNRS unpublished data, (Dunham 2012)), field expertise from PWMA rangers and flyover from Sanparks personnel for North Kruger during the capture, allowed to assess the number of buffalo herds in areas and confirmed that most buffalo herds potentially in contact with the GPS-equipped cattle herds included individuals with GPS collars (Appendix1). Buffalo were immobilized using standard procedures by helicopter (de Garine-Wichatitsky et al. 2010). After sample collection, buffalo were woken-up using chemical antidote.

Potential infecting contacts between cattle and buffalo

The transmission of the virus is complex. A direct pathway is well documented in the literature with infection by oral inhalation of viral particles following close contact (OIE 2009, Charbonnier and Launois 2011). An indirect pathway also seems to be possible but is less well documented in Africa. It is particularly believed that wind transmission played a role in the FMD epidemics in non endemic areas (Sorensen et al. 1992, Mikkelsen et al. 2003). However, this type of transmission would only be possible under wet climatic conditions and would thus be unlikely for the southern African strains found in regions where semi-arid climatic conditions prevail. Indirect transmission through the ground or water could nonetheless be possible, even in semi-arid

regions. This possibility is not well established, but supported by some experimental data. It has indeed been shown that the virus can survive in the ground from 10 days at 37°C to 365 days at 4°C (Lefèvre et al. 2010, Charbonnier and Launois 2011).

GPS locations of collared buffalo and cattle were used to document potentially infective contacts between the two species. We considered that a potentially infective contact occurred whenever a cattle location was recorded within 300m of a buffalo location less than 15 days after the buffalo location had been recorded. The underlying assumption for the time window was that the virus can survive in the environment for 15 days (and we therefore adopted a conservative approach given the semi-arid climatic conditions of the study sites). For the spatial window, we considered that **(1)** the buffalo tracked is part of a herd, **(2)** the GPS precision is imperfect and **(3)** tracked individuals move during the one hour period between two recorded locations. Moreover, for the purpose of drawing unbiased contact rate comparisons, we took into account the variation among sites and seasons in GPS acquisition rates and number of GPS collars deployed on buffalo. We divided the number of contacts recorded for a given cattle during a given season by the product of the number of locations recorded for that cattle by the number of buffalo locations recorded in the same study site. We thus expressed contact rates in terms of number of contacts relatively to the number of cattle-buffalo location pairs. Because this rate was extremely low and contrasted (from  $1.1 \times 10^{-4}$  to  $6.6 \times 10^{-8}$ ), these contact rate estimations were multiplied by 108 and then log transformed. The resulting index is hereafter referred as 'buffalo contact index'.

### Home range (HR) calculation

Annual home ranges were computed (up to the 0.95 isopleth) for each collared individual using the movement-based kernel density estimation method and volume overlap between wild and domestic animals was calculated (Benhamou and Cornelis 2010). More detailed information is provided in **Appendix 3**.

### Epidemiological survey

Longitudinal survey in livestock and snapshot sampling in wildlife

In each cattle herd tracked with GPS, a serological survey was conducted on 10 randomly chosen ear-tagged adults (males and females) in the owner's herd (**Fig. 1**). In addition, 50 heads of cattle in each TransFrontier Conservation Area (TFCA) were serologically monitored as 'control' with no buffalo/cattle contact in Tinde and Choumpani. 310 cattle were blood sampled every 4 months, during a 16 months period from April 2010 to August 2011 (i.e. each cattle was sampled at best 5 times over this period). Four seasons were covered: cold-dry 1 (April 2010 to July 2010), hot-dry (August 2010 to November 2010), rainy (December 2010 to March 2011) and cold-dry2 (April 2011- July 2011). Logistical constraints prevented the full coverage of the planned sampling sessions. Sessions are missing for 2 sites: Malipati-Gonarezhou for the cold-dry 2 period and Pesvi-Kruger for the rainy period. Furthermore, all cattle in each herd could not be sampled at each sampling occasions (some had died, had been sold or could not be found). The GPS-tracked buffalo were sampled for serological analyses at best twice during the fitting and removal of collars. FMD data obtained from samples collected during other projects of the veterinary services were also opportunistically used.

### Serological diagnostic

Serological testing was conducted in the Governmental Veterinary Services (GVS) of Zimbabwe. Two different ELISA tests were applied on each sample to detect FMD antibodies in livestock: an ELISA commercial test (PrioCHECK® FMDV NS) and a SATs liquid phase blocking ELISA test.

The ELISA commercial test detects the antibodies produced following natural viral replication, irrespectively of the virus serotype, but not vaccinal antibodies (Moonen et al. 2004). The specificity and sensitivity of the test are estimated at 98.1% and 97.2%, respectively (Brocchi et al. 2006).

The SATs blocking ELISA test can detect both antibodies produced following natural infection by the serotypes circulating in southern Africa (SAT 1/2/3) and antibodies produced following vaccination. The antigens used for the blocking ELISA were SAT1 (Bot 1/68); SAT2 (Zim 5/81); SAT3 (Zim 4/81). The sensitivity of the liquid phase blocking ELISA for SATs tests are for SAT1: 92.4%; SAT2: 83.4 %; SAT3: 80.3 %. The specificities are 100 %, 99.8 % and 100 %, for SAT1: SAT2 and SAT3, respectively (Sorensen et al. 1992).

For buffalo, SATs serology was performed at the ARC-OVI (Agricultural Research Council-Onderstepoort Veterinary Institute) laboratory in South Africa. Liquid phase blocking ELISA was used to detect SAT1, SAT2 and SAT3 structural proteins antibodies. GVS and ARC-OVI used the SADC (Southern African Development Community) harmonized Liquid Phase Blocking ELISA serological tests (ISO 17025 accredited protocol).

### Laboratory cross validation SATs test

Fifty five samples (30 positives and 25 negatives for NSP) analyzed at GVS of Zimbabwe were also analyzed for SAT1, SAT2 and SAT3 by the regional OIE (world organization for animal health)

reference laboratory for FMD (i.e. ARC- OVI, South Africa). The Cohen's kappa statistic (Dohoo et al. 2010) was used to evaluate the agreement between the results of the tests performed in the two laboratories. The results of the NSP tests performed by GVS of Zimbabwe were not cross validated because it was assumed that their validity was guaranteed by the precise protocol instructions provided by the manufacturer of this commercial kit.

### Antibody dynamics and interpretation of serological data

Very little is known about the production and persistence of antibodies produced following natural FMD infection or vaccination in wild and domestic hosts in southern Africa. In the literature, the domestic host virus incubation period varies between 2 and 14 days, the first clinical signs could appear between 2 and 10 days and the virus excretion could spread over from 2 to 28 days. The natural antibodies appear after 7 or 14 days and they could persist in the host for almost 3 years. As for the vaccinal antibodies, they may persist on average for one year but re-booster vaccination sessions every 6 months are recommended in endemic areas to effectively protect host individuals (Thomson et al. 2003, Grubman and Baxt 2004, Cloete et al. 2008, Paton et al. 2009, Charleston 2011).

We assumed that: **(1)** a transition from the NSP seronegative status to the NSP seropositive status between two sampling sessions reflected the occurrence of a natural infection event during this period; **(2)** a transition from the SATs seronegative status to the SATs seropositive status between two sampling sessions reflected the occurrence of either natural infection or vaccination during this period; **(3)** for SATs and NSP a transition from the seropositive status to the seronegative status between two sampling



sessions reflected a decrease of respectively vaccinal or natural antibodies below a threshold where immunity is inefficient at protecting against an infection; and 4) an individual in the SATs seropositive status at a given sampling session should be better immunized against infection until the next sampling session than a SATs seronegative individual.

Statistical modeling

Frequencies of status transitions in the different sites and seasons

As a first descriptive step, we assessed the frequency in the sampled cattle of the different epidemiological transitions as a function of season, site and test (SATs vs. NSP) (Fig. 2). The different transitions are (1) no antibody acquired (-/-): the individual was recorded negative both at (t) and at (t+1); (2) antibodies acquired (-/+): the individual was recorded negative at (t) and positive at (t+1); (3) antibodies persisted: (+/+) the individual was recorded positive at both (t) and

(t+1); and (4) antibodies lost: (+/-) the individual was recorded positive at (t) and negative at (t+1).

Models for depicting incidence and reversion of serological antibody status

As a second analytical step, statistical models were used to depict variations in NSP and SATs serological incidence and reversion rates. In the statistical models, the dependent variable was binary: the serological status of an individual either changed or remained unchanged during a time interval. The statistical models used were thus generalized linear mixed models (GLMM) with binomial error structures. Because the same individual could produce more than one pair of successive serological records and because individuals were aggregated in herds, independence of statistical units was questionable. Individual and/or herd random effects were thus included in the models whenever pseudo-replication at the individual

and/or herd levels was observed. Finally, because not all cattle have been sampled at each of the 5 sampling sessions, the time between two sampling sessions varied in our longitudinal surveys from 4 to 8 months. It was necessary to account in statistical models for this variation in the length of the time interval over which serological transitions were observed. To do so, a complementary log-log link function was used and the log of the length of the time interval was included as an offset in all the models presented below (Fortin et al. 2008). Goodness of fit was assessed through Pearson overdispersion test (Bolker et al. 2009).

Models were first built to depict spatial and temporal variations in serological transition rates. In these models the fixed effects of season and site were used. Alternative models were built where the effect of site was substituted by the effects of area (KAZA-TFCA vs GL-TFCA) and distance to the national parks (close vs. far-control). In addition, the fixed effects of age and

the random effects of individual and/or herd were considered in these models. Selection among models including different combinations of these factors and interactions was performed using Akaike Information Criterion (Burnham and Anderson 2002, Bolker et al. 2009).

Finally, the effects of the factor that could underlie the pattern of variation in serological incidence and/or reversion rates were tested. We focused particularly on the effects of vaccination, of potential immunity and of the rate of contacts with buffalo estimated with GPS telemetry data. The effects of the contact rate with buffalo were only assessed in sites close to national parks, because no GPS collars have been fitted on cattle far from national parks where contact rates with buffalo were assumed to be null. The effects of vaccination and potential immunity were assessed only in the GL-TFCA where cattle have been vaccinated during the study period. The models used to assess the influence of these factors also included the fixed effects of age and

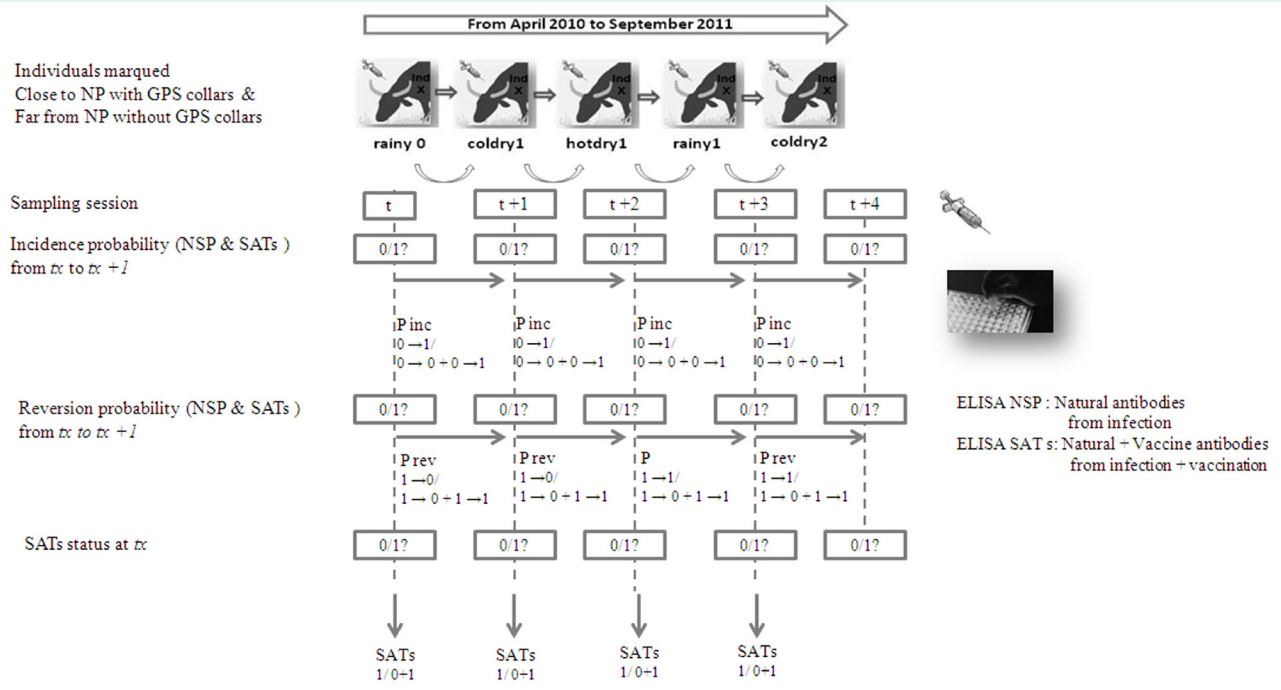


FIG. 2. Epidemiological status and transitions histories for FMD in cattle.

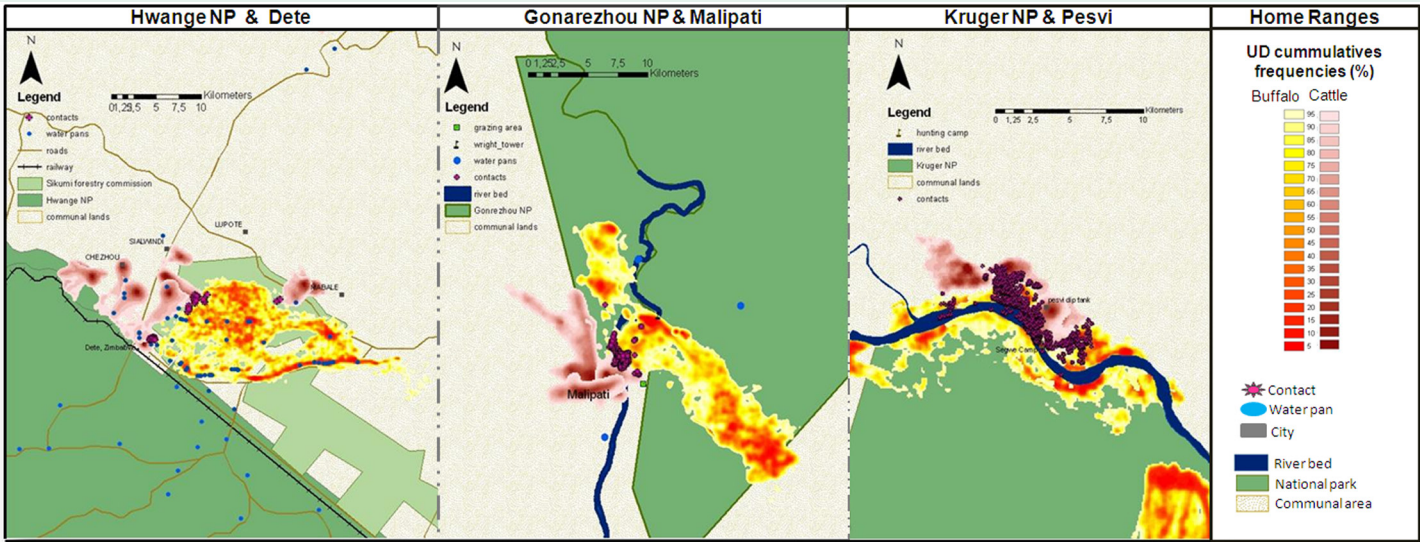


FIG. 3. Maps of cattle and buffalo home ranges (red- brown & red-yellow respectively) and contacts per sites at the 3 interfaces of national parks (NP) in southern Africa (KAZA-TFCA : Hwange-Dete and GL-TFCA : Gonarezhou-Malipati and Kruger-Pesvi). The location of contacts events between cattle and buffalo is represented by pink stars (i.e. a cattle position recorded within 300m of a buffalo position less than 15 days after the buffalo position had been recorded).

the random effects of individual and/or herd. Likelihood ratio tests were used to assess the statistical significance of these effects (Bolker et al. 2009). All the statistical analyses were performed using the R (R development core team, 2011) and © 2012 RStudio, Inc. free softwares.

RESULTS

Host contacts

Hosts spatial distribution and contacts

Home range estimations by the movement kernel method showed that cattle and buffalo shared a fraction of their habitat during the study period

(Fig. 3). The gradient of spatial overlap ranges from 1.4% for Dete-Hwange to 2.8% for Malipati-Gonarezhou and 16.9% for Pesvi-Kruger. The locations of contacts between cattle and buffalo are indicated on the map (Fig. 3). More than 70% of contacts (on average for the 3 sites) occurred less than 500 m of water pans or river beds while cattle spent on average 17% of their time close to water.

Contact rates per site and season

The contact rate varied according to site and season and, within a site and season, among individual cattle (Fig. 4a). For 39 out of 70 cattle/season combinations, no contacts with buffalo

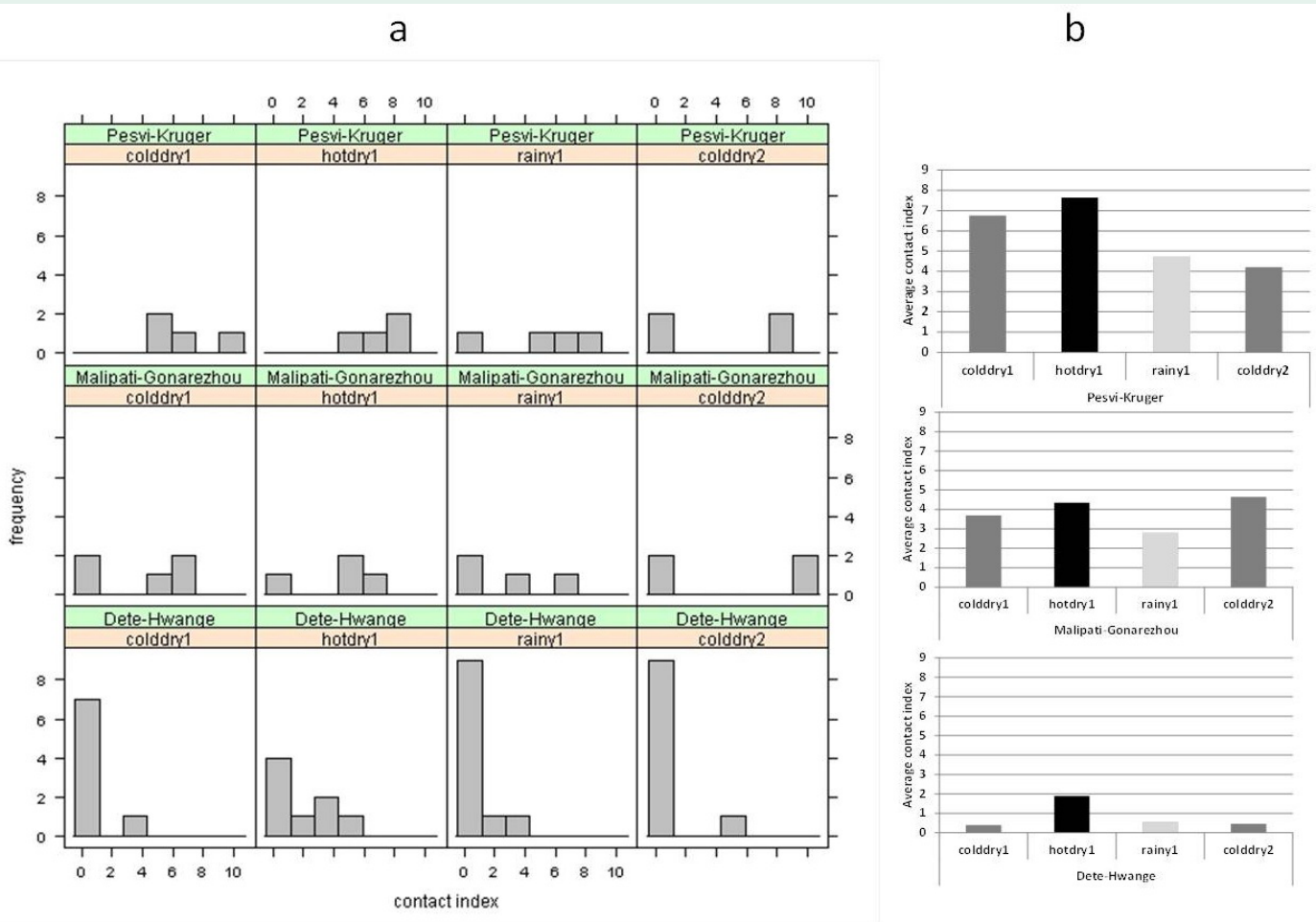


FIG. 4. Contacts rate between cattle and buffalo depending on sites and seasons. a) frequency of 'buffalo contact index' depending on individual cattle, b) 'buffalo contact index' average depending on sites and seasons.

were recorded. Non null contact rates ranged from  $6.24 \times 10^{-8}$  (buffalo contact index: 1.83) to  $28172 \times 10^{-8}$  (buffalo contact index: 10.25) contacts per pair of buffalo/cattle positions (Fig. 4a). Irrespectively of the season, the average over cattle of the contact index was the highest in Pesvi-Kruger, slightly lower in Malipati-Gonarezhou and much lower in Dete-Hwange (Fig. 4b). Seasonal variation was relatively consistent across sites. In the three sites the average contact index was relatively low during the rainy season and relatively high during the hot and dry season (Fig. 4b).

Serological analysis and modeling

Laboratory cross validation

With Kappa statistics estimated at 0.6 and 0.61 for the blocking ELISA tests for SAT1 and SAT3 respectively, there was a substantial agreement between the GVS and the OVI laboratories for these two tests ( $n = 54/\text{test}$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ). We thus considered the SAT1 and SAT3 test results reliable and appropriate for being used in our models. However, the Kappa statistic for the SAT2 blocking ELISA tests was inferior to 0.2, reflecting poor agreement between laboratories. SAT2 results were thus not used in subsequent analyses. SAT1 and SAT3 results were combined by considering that a positive sample for either SAT1 or SAT3 could be considered as positive for the SATs test.

FMD serology on buffalo

The SATs serological prevalence estimated on buffalo captured in national parks by the OVI was 94.7% for Gonarezhou ( $n = 38$ , October 2008) (Caron et al. unpublished data); 95.7% ( $n = 47$ , June 2010) and 100 % ( $n = 67$ , July 2011) for Kruger (unpublished data) and 80% for Hwange ( $n = 15$ , December 2009) (Wildlife Unit records, Harare, Zimbabwe).

FMD serology on cattle: description of sample prevalence

NSP and SATs prevalence in samples collected in the GL-TFCA (Malipati-Gonarezhou / Pesvi-Kruger and Choumpani) and particularly in sites close to the national parks (Malipati-Gonarezhou and Pesvi-Kruger) was higher than in samples obtained in the KAZA-TFCA (Dete-Hwange and Tinde). In all the sites, SATs prevalence was higher than NSP prevalence (Table 1).

Frequencies of all possible status transitions in different sites and seasons

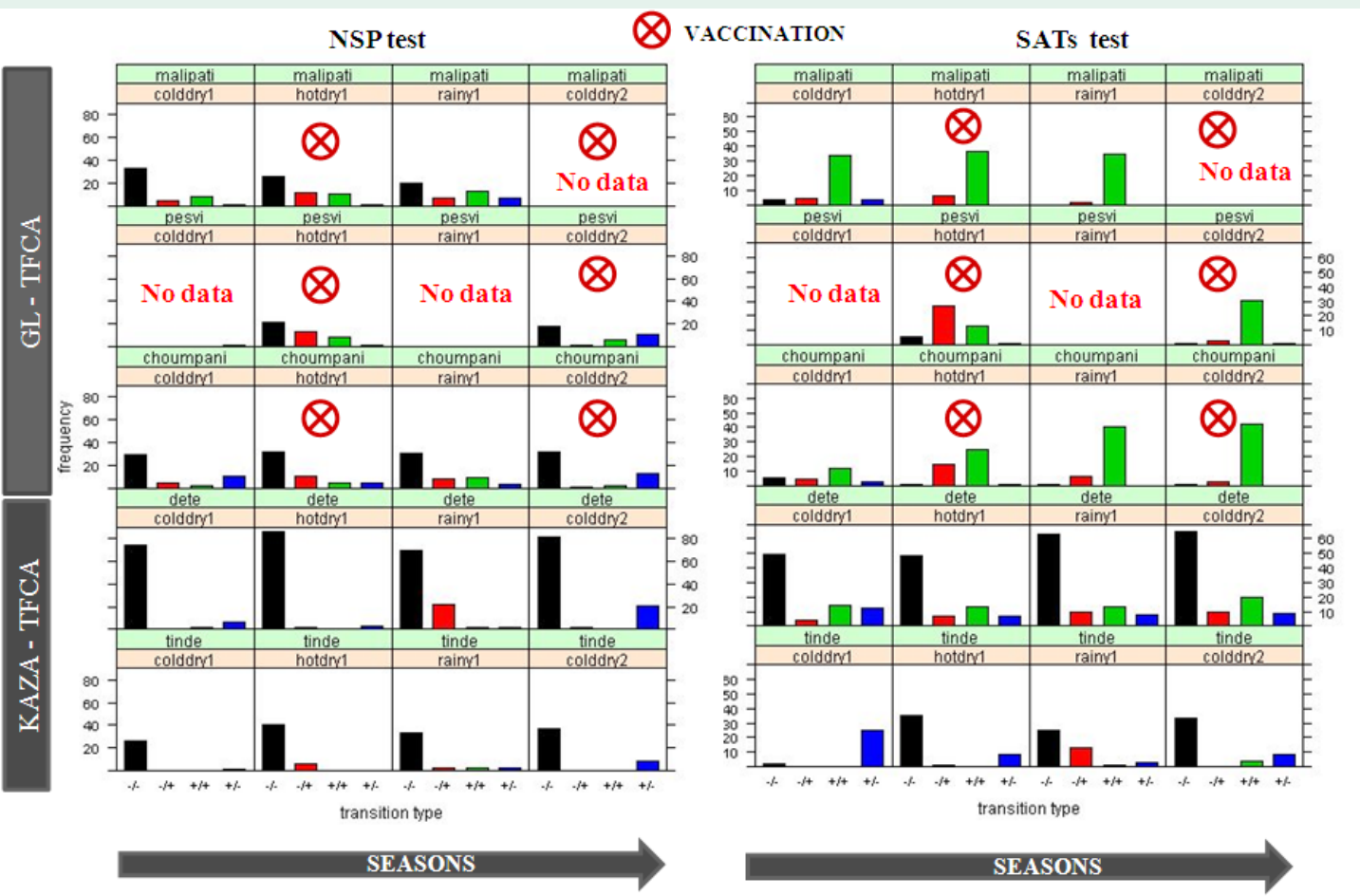
NSP serological status showed a much higher stability in the KAZA-TFCA (Dete-Hwange and Tinde), where the seronegative status (-/-) was by far the most frequently observed transition, than in the GL-TFCA (Malipati-Gonarezhou, Pesvi-Kruger and Choumpani) where antibodies acquisitions (-/+), antibodies persistence (+/+) and antibodies losses (+/-) were observed at substantial frequencies (Fig. 5). Most individuals in the KAZA-TFCA thus remained in the NSP seronegative status during the study period while

Prevalence %	Malipati - Gonarezhou	CI ±	Pesvi - Kruger	CI ±	Choumpani	CI ±	Dete - Hwange	CI ±	Tinde	CI ±
NSP	36,7	8,0	30,6	8,0	20,5	5,6	8,5	2,7	8,3	4,1
SATs	69,6	5,8	67,2	8,1	82,7	4,5	27,5	4,0	27,1	5,9

TABLE 1. NSP and SATs FMD serological prevalence in cattle depending on sites (CI: Confidence Interval).

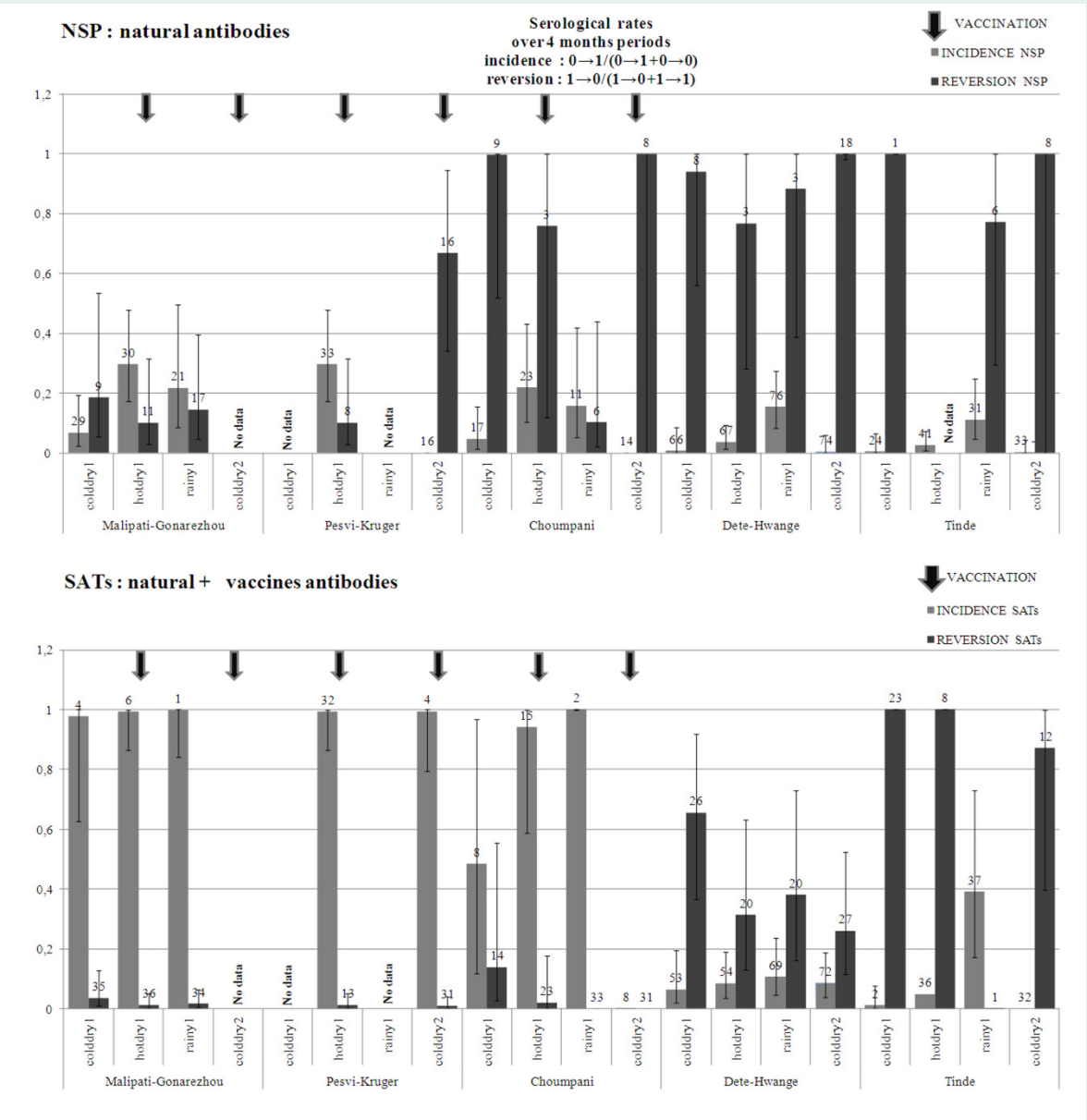


antibodies acquisitions (-/+) were observed in a substantial fraction of the GL-TFCA cattle population (Fig. 5). Antibodies losses (+/-) were relatively frequent in both areas, suggesting that NSP antibodies were not very long lasting. In both areas there was a clear seasonal pattern in the relative frequency of the different transitions. Antibodies acquisitions (-/+) and antibodies persistence (+/+) occurred mainly during the hot-dry and rainy seasons while the frequencies of antibodies losses (+/-) and stability of the seronegative status (-/-) reached their maximum during the cold-dry seasons (Fig. 5). For SATs serological transitions, the contrast



**FIG. 5.** Frequencies of all possible status transitions in different sites and seasons. 1) no antibody acquired: (-/-) a individual was recorded negative both at (t) and at (t+1), 2) antibodies acquired: (-/+) a individual was recorded negative at (t) and positive at (t+1), 3) antibodies persisted: (+/+) a individual was recorded positive at both (t) and (t+1) and 4) antibodies lost: (+/-) a individual was recorded positive at (t) and negative at (t+1).

between the two areas was striking. In the KAZA-TFCA, the most frequently observed transition was stability of the seronegative status (-/-) while in the GL-TFCA antibodies persistence (+/+) was clearly the dominant transition. Moreover, SATs serological status seemed more stable in the GL-TFCA, with SATs antibodies persisting over the study period in most individuals, than in the KAZA-TFCA where antibodies acquisitions (-/+) and losses (+/-) were frequently observed. Unlike for NSP serological transitions, no clear seasonal pattern was observed in the relative frequency of the different SATs transitions.



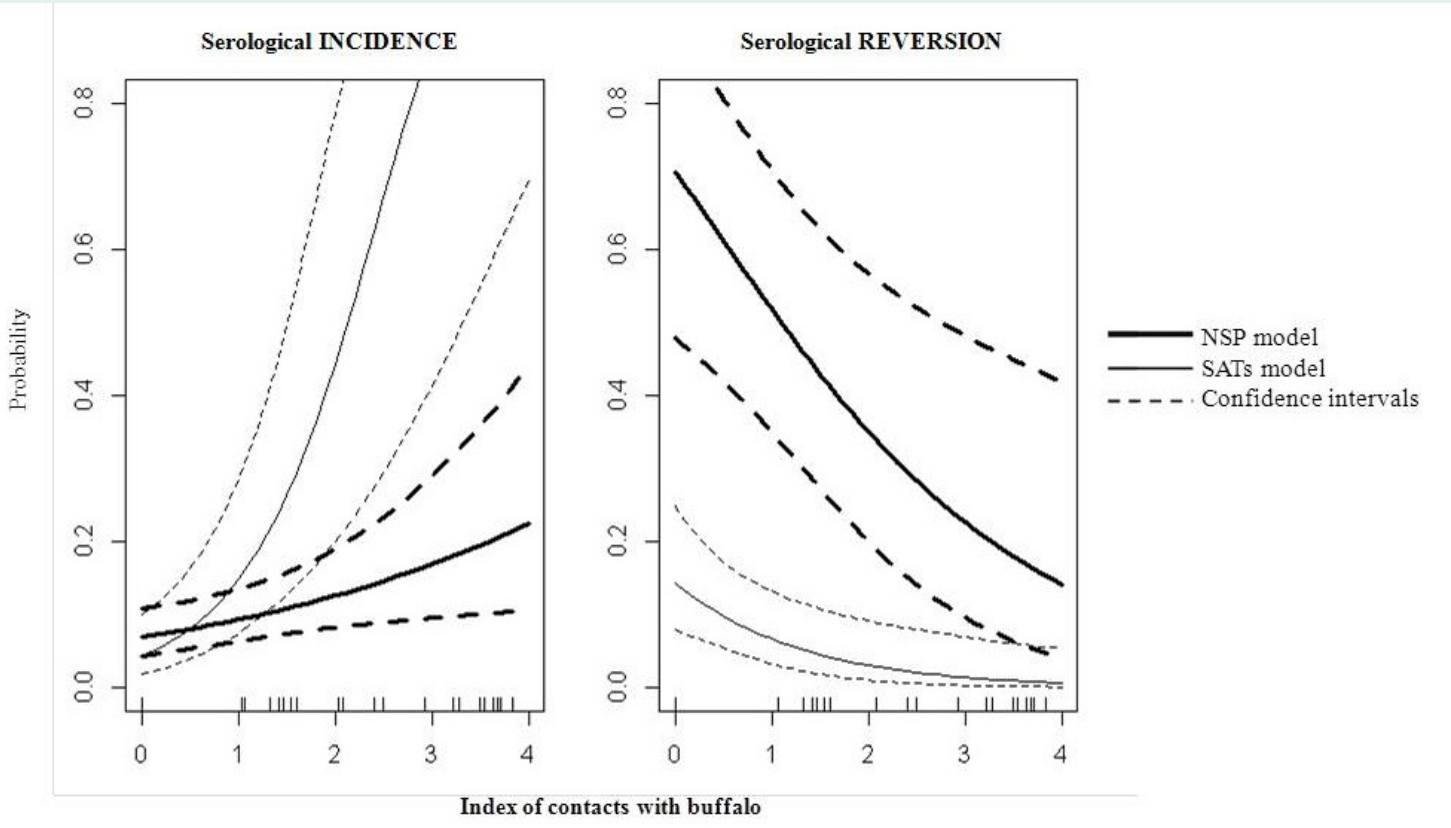
**FIG. 6.** FMD Serological incidence and reversion of natural and vaccinal antibodies depending on sites and seasons effects.

### Modeling variation in NSP serological incidence and reversion according to sites and seasons

According to AIC selection, NSP spatial and temporal incidence rate variation was best described with a model including the random effect of individual, the fixed effects of age, area, season, distance to national parks and the interaction between area and season (Fig. 6 and all statistical detailed are given in Appendix 4 Table 1 & 2). According to this model, incidence

increased with age, was slightly higher in sites close to national parks and was much higher in the GL-TFCA, where it frequently reached 0.2-0.3, than in the KAZA-TFCA where it was most often <0.15. The seasonal variation pattern differed slightly between the two areas. In the GL-TFCA, incidence was maximum, around 0.2-0.3, during the hot-dry season, slightly lower, around 0.15-0.20, during the rainy season and much lower, around 0-0.5, during the cold-dry seasons.





**FIG. 7.** FMD Serological incidence and reversion probabilities of foot and mouth antibodies in cattle populations depending on the buffalo contact rate for the two models developed (NSP for ‘natural antibodies’ and SATs for ‘natural’ and ‘vaccinal’ antibodies).

Serological incidence	Test	$\chi^2$	df	p-value	Estimate (sdt)
Contact (without Tinde, Choumpani)	NSP	5,62	1	<0.018	+0,49 (0,17)
	SATs	22.01	1	<0.0001	+1.29 (0,28)
Vaccination (without tinde, dete)	NSP	6.9	1	<0.009	Yes +1.63 (0.61)
Vaccinal immunity (without Tinde, Dete)	NSP $t \rightarrow t+1$	6,58	1	<0.01	SATs (+)
	SATs(+) at $t$				-1.13 (0.43)
Serological reversion	Test	$\chi^2$	df	p-value	Estimate (sdt)
Contact (without Tinde, Choumpani)	NSP	7,7	1	<0.006	-0,52 (0,19)
	SATs	14.14	1	<0.0002	-0.80 (0.29)
Vaccination (without Tinde, Dete)	NSP	6.3	1	<0.01	Yes -1.47 (0.56)
Vaccinal immunity (without Tinde, Dete)	NSP $t \rightarrow t+1$	0.02	1	0.89	SATs (+)
	SATs(+) at $t$				-0.12 (0.85)

**TABLE 2.** Likelihood Ratio Test (LRT) of the factors underlying variation in FMD serological incidence and reversion.

In the KAZA-TFCA incidence was also minimum, close to 0.0 during the cold-dry seasons but was higher, around 0.10, during the rainy season than during the hot-dry season (around 0.05).

The model selected to describe spatial and temporal variation in NSP reversion rate included the random effect of individual, the fixed effects of

area, season, distance to the national park and the interaction between distance to national parks and season (**Fig. 6 and all statistical detailed are given in Appendix 4 Table 3 & 4**). According to this model, reversion was much lower in the GL-TFCA with values often < 0.2 than in the KAZA-TFCA with values always > 0.6 and much lower in sites close to national parks. The seasonal variation pattern differed slightly between sites close to national parks and sites far from national parks. In all sites, reversion was highest during the cold-dry seasons, particularly during the second one. However, reversion was lowest during the rainy season in sites far from national parks while it was lowest during the hot-dry season in sites close to national parks.

**Variation in SATs serological incidence and reversion according to sites and seasons**

The model selected for depicting SATs spatial and temporal incidence rate variation included the random effect of herds and not of individuals because most models including an individual random effect failed to converge (**Fig. 6 and all statistical detailed are given in Appendix 4 Table 1 & 2**). The fixed effects included in the selected model were age, area, season, distance to national parks and the interaction between season and distance to national parks. According to this model, incidence rate increased with age and was much higher in the GL-TFCA with most

incidence rates close to 1 compared to the KAZA-TFCA where incidence was most often < 0.2. In sites close to national parks, incidence rates showed little seasonal variation while in sites far from national parks incidence rates were lower during the cold-dry seasons than during the other seasons.

The model selected to describe spatial and temporal variation in SATs reversion rate included the random effect of herd rather and of individual for the same reason as is noted above. The fixed effects included in the selected models were age, area, distance to national parks, season, the interaction between distance to national parks and season and the interaction between area and distance to national parks (**Fig. 6 and all statistical detailed are given in Appendix 4 Table 3 & 4**). According to this model, reversion rate decreased with age and was much lower in the GL-TFCA where it never exceeded 0.2 compared to the KAZA-TFCA where it ranged between 0.25 and 1.0. Reversion rate was lower in sites close to national parks, particularly in the KAZA-TFCA. Reversion showed little seasonal variation, being slightly higher during the first cold-dry season at the beginning of the study period than during the other seasons.

**Effect of contacts with buffalo on serological incidence and reversion in sites close to national parks**

Models including the random effect of individuals, the fixed effects of age and the effect of the ‘buffalo contact index’, in sites close to national parks were used to test the effect of contacts with buffalo. NSP and SATs incidence rate increased with increasing ‘buffalo contact index’ (LRT P-values: 0.018 for NSP and <0.0001 for SATs). Conversely, according to models with the same structure, NSP and SATs reversion rates

decreased with increasing ‘buffalo contact index’ (LRT P-values: 0.006 for NSP and 0.0002 for SATs) (Fig. 7 and Table 2).

**Influence of vaccination sessions on NSP serological incidence and reversion in the GL-TFCA.**

Models were built for NSP serological incidence and reversion in vaccinated sites (GL- TFCA and Choumpani) that included the random effect of individuals, the fixed effects of age and the effect of a variable ‘vaccination session’. This variable distinguished site\*period combinations when and where a vaccination session was undertaken from combinations when and where no vaccination session occurred. NSP incidence rate in the GL-TFCA and Choumpani was higher when and where vaccination took place (LRT P-value: 0.009). Conversely, NSP reversion rate in the GL-TFCA and Choumpani was lower when and where vaccination took place (LRT P-value: 0.01) (Table 2).

**Influence of SATs serological status on NSP serological incidence and reversion in the GL-TFCA.**

Models were built for NSP serological incidence and reversion in vaccinated sites (GL- TFCA and Choumpani) that included the random effect of individuals, the fixed effects of age and the effect of a variable ‘presence of vaccinal antibodies’ (SATs (+) at t ). This variable distinguished individuals where FMD antibodies had been detected by the SATs test at the beginning of a time period from individuals where such antibodies had been detected. SATs seropositive individuals showed lower NSP incidence (LRT P-value: 0.01) than SATs seronegative individuals. The SATs serological status had no influence on NSP serological reversion (Table 2).

**DISCUSSION**

**D**iseases transmission at wild-domestic interfaces is an important epidemiological issue on most continents. As identified in studies on brucellosis circulation between elk and cattle in North America (Proffitt et al. 2011) and on tuberculosis between badger and cattle in England (Donnelly et al. 2006, Woodroffe et al. 2009), characterizing and quantifying the ‘infectious’ contacts between domestic and wild hosts seem to be crucial to understand the complex dynamics of multi-hosts systems. By combining telemetric and epidemiological approaches on sympatric cattle and buffalo, our study provides the first demonstration that contact rate with wild buffalo significantly influences FMD dynamics in cattle populations living at the periphery of conservation areas in Zimbabwe. The main results of our study are synthesized in (Table 3).

*Buffalo-cattle contact patterns*

At a sub-regional level, simultaneous radiotracking of sympatric cattle and buffalo revealed significant differences in contacts patterns, occurring more frequently in the GL-TFCA sites compared to the KAZA-TFCA sites. Although the permeability of the boundaries was similar in the 3 interface sites, very different contact rates were observed. However, the seasonal patterns of contacts were similar among sub regions and sites: lowest contacts during the rainy season, increasing during the dry season, usually reaching a maximum during the hot-dry season. This seasonal pattern suggests that contacts between cattle and buffalo are driven by resource availability, a limiting factor during dry seasons. African wild ungulates such as

Results guide for discussion	Spatial variation	Temporal variation	Age effect	Contact (buffalo contact index)	Occurrence of a vaccination session	Immunity (SATs serological status)
Contact	Dete (KAZA-TFCA) < Malipati (GL-TFCA) < Pesvi (GL-TFCA)	hot dry > cold dry > rainy	not tested	unrelevant	unrelevant	unrelevant
Serological incidence NSP	KAZA-TFCA << GL-TFCA Far from NPs < Close to NPs	GL-TFCA: cold dry< rainy < hot dry KAZA-TFCA: cold dry < hot dry < rainy	+	+	+	SATs + < SATs -
Serological reversion NSP	GL-TFCA << KAZA-TFCA Close to NPs << Far from NPs	Close to NPs: hot dry < rainy < cold dry Far from NPs: rainy < hot dry < cold dry	no effect	-	-	no effect
Serological incidence SATs	KAZA-TFCA << GL-TFCA	Close to NP: little variation Far from NPs: cold dry < rainy and hot dry	+	+	not tested	unrelevant
Serological reversion SATs	GL-TFCA << KAZA-TFCA In KAZA-TFCA: close to NP < far from NP	little variation	-	-	not tested	unrelevant

**TABLE 3.** Results guide for discussion.

buffalo usually avoid cattle and humans (e.g. (Kock 2003)), but the scarcity of water and key forage resources in our study sites during the dry season may have reduced the possibilities to do so. A major difference is observed in terms of water distribution among study sites (Fig. 3), with river systems for Pesvi-Kruger and Malipati-Gonarezhou (GL-TFCA), and scattered water pans for Dete-Hwange (KAZA-TFCA). This contrast in water distribution pattern could explain the difference in contact rates between our two study areas. Indeed, being restricted to living close to rivers may lead to a strong competition for water access, whereas scattered water distribution may reduce the interaction probability. It should be noted that the intent of this study was not to estimate the total number of contacts between the selected cattle herds and all individual buffalos. This would have required enormous resources to equip with GPS collars all individual buffalo likely to come into contact with the cattle herds monitored. Instead, we took advantage of the gregarious habits of

buffalo that move in cohesive herds (Sinclair 1977). Fitting 2-3 GPS collars on adult females belonging to known buffalo herd in the study areas allowed us to capture the movements of the herds likely to come into contact with cattle herds. In addition, buffalo annual home range overlaps between females collared in the same herd ranged between 60 and 88%, indicating that individual females remained associated with the same herd during the course of our study, although occasional fusion-fission events of groups of female buffalo have been described in southern Africa (Cross et al. 2005). We assumed that the herds containing adult female individuals represented the largest demographic compartment in resident buffalo populations, although small bachelor herds (Estes 1993) may have occasionally roamed in the area. The total number of individual contacts recorded is probably underestimated, as cattle may have come into contact with several individuals from the same herd or with bachelor herds, but the biases are unlikely to have been heterogeneous



across sites and seasons, and the comparison of the trends thus remains appropriate.

### *Influence of buffalo-cattle contact rates on natural dynamics of FMD in cattle*

The observed spatial and temporal variation in buffalo-cattle contact frequency coincided with differences in FMD dynamics in cattle populations. This supports the hypothesis that buffalo act as the main reservoir of virus (Vosloo et al. 2002b, Thomson and Bastos 2004), which is likely to be responsible for primary outbreaks in the cattle populations. Our results show that the incidence of NSP antibodies in cattle herds, which reveal the natural FMD infections, was higher in the GL-TFCA sites compared to the KAZA-TFCA sites. Within each study site, NSP incidence was significantly higher at sites located close to national parks, compared to others. Finally in GL-TFCA, incidence peaked when contact frequency was the highest, i.e. during the hot-dry season. The NSP reversion pattern was also compatible with the hypothesis that contacts with buffalo trigger FMD infection in cattle. It was higher, in the KAZA-TFCA, where contact rates with buffalo were relatively lower than in the GL-TFCA. In a given area, it was also higher in site located far from national park.

### *Immunity induced by the production of antibodies following infection*

NSP reversion rates were quite high, especially in sites where FMD virus circulation was less intense and where multiple exposures to the virus were less likely to occur during any given time interval. In comparison, SAT reversion in sites without vaccination were lower than for NSP; this may be due to differential temporal persistence of antibodies against an epitope or another. Furthermore, all our models showed a

positive age effect on the probability of being seropositive for NSP that would not be expected due to the high reversion rate. One possible interpretation of this age effect would be that individuals that have been frequently infected by FMD viruses develop faster and stronger immune response after multiple exposures (Anderson and May 1991). Concerning the virulence of the pathogen, the predominance of mild clinical signs in cattle where the reservoir population is present (Kennedy et al. 1984, Jori et al. 2009) could be due to host and virus co-evolution in endemic areas (Gandon et al. 2001).

### *Influence of vaccination on FMD dynamics in cattle*

Vaccination against FMD, performed in the GL-TFCA sites by the Government Veterinary Services during the course of this study, seemed to provide some protection against infection at individual cattle level. Cattle, in which SATs antibodies had been detected at the beginning of a time interval, had a significantly lower NSP serological incidence than SATs negative cattle. However, we also found relatively high NSP prevalence and incidence rates in the vaccinated area (GL-TFCA), which suggest that the protection induced by the vaccination strategy was not completely efficient. This may be explained by the fact that the vaccine used does not fully protect against the strains currently circulating in this endemic region. Cattle that have recovered from infection with one FMD virus type are susceptible to re-infection with any of the other 6 virus types (Vosloo and Thomson 2004). As FMD viruses have high mutation rates (Haydon et al. 2001, Domingo et al. 2003), the viral population may rapidly adapt to changing environments and evolve resistance to vaccines (Haydon et al. 2001, Grubman and Baxt 2004). Moreover, the percentage of vaccinated hosts in the population

might not be sufficient, below the vaccination coverage of 50-90% recommended by (Keeling et al. 2003), in order to reduce the length of the outbreak by breaking chains of transmission. This could be particularly the case for the Pesvi site where, according to the veterinary services, only 33% to 62% of the cattle have been vaccinated during the three vaccination sessions organized in the course of our study period (Appendix 2). The frequency of vaccination campaigns (once a year) was also below recommendations for prophylactic control of FMD (Parida 2009), as vaccines offer only short-lived protection in endemic regions (from 3 to 6 months). Finally, the positive significant relationship between natural serological incidence (NSP) and the vaccination campaigns implemented (between two sampling sessions) indicates that these campaigns were organized when the virus was already circulating in the cattle populations. The low reversion rates (mostly <0.20) estimated in the vaccinated area (GL-TFCA) does not fully support the hypothesis of a short duration of vaccinal immunity. However, SATs serological results are difficult to interpret since the SATs test detects both vaccinal and natural antibodies. The relatively low reversion rates estimated in the GL-TFCA could thus be the result of the concomitant viral and vaccinal exposures creating a booster effect.

### *Uncertainty on serological states*

The FMD serological diagnostic tests have to be used carefully when trying to infer the history of exposure of individuals. Indeed, in the sites of the KAZA-TFCA where we would expect matching NSP and SAT serological results because of the absence of vaccination, NSP prevalence was lower than SATs prevalence (Table 2). This difference could result from a

relative lack of sensitivity of the NSP test and/or of specificity of the SATs test, which could be due to differences in the dynamics of the specific immune responses involved in each test. The NSP test, commercialized internationally, could indeed be less sensitive than the SATs test developed for the purpose of detecting the strains circulating in southern Africa. Our prevalence, incidence and reversion estimations are thus certainly biased to an unknown extent. However, we assume that although the bias may differ between the two tests, it should be homogeneous for each test across sites, seasons, age classes and contact rate levels. Under such a homogeneity assumption, comparisons among sites and seasons and across ages and contact rate indices can be conducted. One potential approach to unravel epidemiological processes while taking account of various sources of uncertainty (duration of immunity following vaccination or natural infection, sensitivity and specificity of the two serological tests) would be to use state-space modeling. State-space modeling would allow estimating probabilities of transition between epidemiological states (susceptible, infected and recovered) along with parameters such as sensitivities and specificities that link observations to epidemiological status. However, the state-space modeling approach would require statistical developments that are well beyond the scope of the present study (McClintock et al. 2010).

### *Implications for the management of FMD at the wildlife-livestock interface*

Control of FMD could arguably be considered as one of the major constraints to the coexistence of livestock and wildlife in southern Africa. Although strict land policies, animal movement controls and fencing can largely resolve the



problem if strictly applied (Thomson 1995), the un-sustainability of these control options and the indirect costs induced have raised concern for decades among conservationists (e.g. (Taylor and Martin 1987)). Even the best maintained fences cannot restrain the movements of all wild animals (Sutmoller et al. 2000, Dion et al. 2011), and these events may result in outbreaks of infectious diseases in neighboring livestock, including FMD (Hargreaves et al. 2004). In many areas in southern Africa fences, separating livestock populations from wild reservoirs of FMD, are absent or no longer functional because they have not been properly maintained and/or because they have been destroyed by wildlife or people (e.g. (Ferguson and Hanks 2010)).

Current FMD control measures in southern Africa also strongly rely on vaccination of livestock populations at risk of spill-over infection from wildlife populations, especially from buffalo. This prophylactic strategy at the wildlife-livestock interface based on vaccination suffers from several technical and practical limitations. First, the current vaccine used in southern African region where FMD is endemic may not provide protection against strains that circulate (and evolve) in the wild buffalo populations. This would require frequent isolations of strains from wild populations, to adapt local vaccines, a strategy not currently implemented. Second, the immunity provided to vaccinated cattle only lasts for 3-6 months. The frequency of vaccination campaigns could thus be increased. Developing countries such as Zimbabwe, which also faced severe economic difficulties during the past decade, lack the appropriate financial resources to purchase a sufficient number of vaccine doses to immunize a sufficient proportion of the cattle population at risk of infection from buffalo reservoirs to prevent outbreaks (Keeling et al.

2003). Instead, the strategy of “ring vaccination” adopted by default aims at containing outbreaks so that they do not spread to other areas of the country. However, our results suggest that in some areas the virus circulates in cattle without provoking detectable symptoms and therefore without triggering vaccination campaigns. Improving surveillance strategies, for instance through the use of NSP serological diagnostic on randomly selected animals, in all risky areas (i.e. close to reservoir population) and during risky periods (i.e. dry season) could be an important step towards FMD control.

In this paper, we investigated wildlife-livestock contacts and FMD circulation at unfenced interfaces in Zimbabwe, included in Transfrontier Conservation Areas. We focused on the potential role of the buffalo reservoir population in the introduction of the virus in cattle. Using repeated serology at the individual level and generalized linear modeling of serological status transitions, we found that the dynamics of the FMD infections in cattle was strongly influenced by spatio-temporal variations of contact rates with buffalo. Identifying the determinants and intensity of the contact rates is essential to understand, and possibly control, the natural dynamic of the disease. Our results indicate that interspecific contacts, possibly leading to disease transmission, are relatively rare and localized events. We argue that this provides opportunities to improve FMD management, by manipulating access to key (forage or water) resources or adapting livestock or wildlife management practices in order to reduce the frequency of buffalo-cattle contacts. Variation in resource distribution (between seasons, interannual), livestock and wildlife management strategies and predation risks are likely to be important drivers of cattle-buffalo interactions. Further

investigation is required to adequately test their relative contribution to disease transmission at the wildlife-livestock interface. Furthermore, as the establishment of Transfrontier Conservation Areas is expected to increase movements of wild populations, concern has been raised about the possible spread of transboundary animal diseases, including FMD, which could threaten the overall acceptability of these conservation initiatives (Osofsky et al. 2005, Michel et al. 2006). Finding novel solutions and interventions to control disease transmission at the wildlife-livestock interface is the contemporary challenge to the veterinary community, disease biologists, and wildlife managers alike (Kock 2003). We believe that “infecting” disease management with more insights on ecological processes leading to wildlife-livestock contacts, may provide some innovative solutions.

## ACKNOWLEDGMENT

Roger F, Monicat F, Jori F, Zisadza P, Hofmeyr M, Lebel S, Leger L, Tran A, Gely M, Butete B, Mandina C, Kameva L, Kusler A, Sanparks, Governmental Veterinary Services, Zimbabwe national parks. CNRS and Cirad team and all the cattle owners. The project was conducted within the framework of the Research Platform “Production and Conservation in Partnership” (RP-PCP) and co-funded by Cirad, the French Ministry of Foreign Affairs (Harare, SCAC funds 2009-2012), the EU (PARSEL project) and the French ANR (FEAR project ANR-08-BLAN-0022) and AHEAD initiative.

## REFERENCES

Anderson, R. M. and R. M. May. 1991. Infectious diseases of humans. Dynamics and control, Oxford

University Press.

Ayebazibwe, C., F. N. Mwiine, K. Tjornehoj, S. N. Balinda, V. B. Muwanika, A. R. A. Okurut, G. J. Belsham, P. Normann, H. R. Siegismund, and S. Alexandersen. 2010. The role of African buffalos (*syncerus caffer*) in the maintenance of foot-and-mouth disease in Uganda. BMC Veterinary Research 6.

Bengis, R. G., F. A. Leighton, J. R. Fischer, M. Artois, T. Möerner, and C. M. Tate. 2004. The role of wildlife in emerging and re-emerging zoonoses. Revue Scientifique et Technique de l'OIE 23:497-511.

Benhamou, S. and D. Cornelis. 2010. Incorporating movements behaviors and barriers to improve Kernel home range space use estimates. Journal of Wildlife Management 74:1353-1360.

Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J. S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution 24:127-135.

Brahmbhatt, D. P., G. T. Fosgate, E. Dyason, C. M. Budke, B. Gummow, F. Jori, M. P. Ward, and R. Srinivasan. 2012. Contacts between domestic livestock and wildlife at the Kruger National Park Interface of the Republic of South Africa. Preventive Veterinary Medicine 103:16-21.

Brocchi, E., I. E. Bergmann, A. Dekker, D. J. Paton, D. J. Sammin, M. Greiner, S. Grazioli, F. De Simone, H. Yadin, B. Haas, N. Bulut, V. Malirat, E. Neitzert, N. Goris, S. Parida, K. Sorensen, and K. De Clercq. 2006. Comparative evaluation of six ELISAs for the detection of antibodies to the non-structural proteins of foot-and-mouth disease virus. Vacci-

ne 24:6966-6979.

Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, Verlag, New York, USA.

Charbonnier, G. and M. Launois. 2011. Foot-and mouth disease. Service d'Appui à la Valorisation Opérationnelle de l'Information sur la Recherche Scientifique Collection "les savoirs partagés".

Charleston, B. 2011. Relationship between clinical signs and transmission of an infectious disease and the implications for control (vol 332, pg 726, 2011). Science 332:1263-1263.

Cloete, M., B. Dungu, L. I. Van Staden, N. Ismail-Cassim, and W. Vosloo. 2008. Evaluation of different adjuvants for foot-and-mouth disease vaccine containing all the SAT serotypes. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 75:17-31.

Cottam, E. M., J. Wadsworth, A. E. Shaw, R. J. Rowlands, L. Goatley, S. Maan, N. S. Maan, P. P. Mertens, K. Ebert, Y. Li, E. D. Ryan, N. Juleff, N. P. Ferris, J. W. Wilesmith, D. T. Haydon, D. P. King, D. J. Paton, and N. J. Knowles. 2008. Transmission pathways of foot-and-mouth disease virus in the United Kingdom in 2007. PLoS Pathogens 4:e1000050.

Cross, P. C., J. O. Lloyd-Smith, and W. M. Getz. 2005. Disentangling association patterns in fission-fusion societies using African buffalo as an example. Animal Behaviour 69:499-506.

de Garine-Wichatitsky, M., A. Caron, A. Gomo, C. Foggin, K. Dutlow, D. Pfukenyi, E. Lane, S. Le Bel, M. Hofmeyr, T. Hlokwe, and A. Michel. 2010. Bo-

vine tuberculosis in Buffaloes, Southern Africa. Emerging Infectious Diseases 16:884-885.

Dion, E., L. VanSchalkwyk, and E. F. Lambin. 2011. The landscape epidemiology of foot-and-mouth disease in South Africa: A spatially explicit multi-agent simulation. Ecological Modelling 222:2059-2072.

Dohoo, I., W. Martin, and H. Stryhn, editors. 2010. Veterinary epidemiologic research 2nd Edition.

Domingo, E., C. Escarmis, E. Baranowski, C. M. Ruiz-Jarabo, E. Carrillo, J. I. Nunez, and F. Sobrino. 2003. Evolution of foot-and-mouth disease virus. Virus Research 91:47-63.

Donnelly, C. A., R. Woodroffe, D. R. Cox, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. S. Clifton-Hadley, G. Wei, G. Gettinby, P. Gilks, H. Jenkins, W. T. Johnston, A. M. Le Fevre, J. P. McNerney, and W. I. Morrison. 2006. Positive and negative effects of widespread badger culling on tuberculosis in cattle. Nature 439:843-846.

Dunham, K. M. 2012. Trends in populations of elephant and other large herbivores in Gonarezhou National Park, Zimbabwe, as revealed by sample aerial surveys. African Journal of Ecology.

Estes, R. D. 1993. The safari companion: a guide to watching African Mammals. Tutorial Press, Harare, Zimbabwe.

Ferguson, K. and J. Hanks. 2010. A review of the environmental, social and economic impacts of game and veterinary fencing in Africa with particular reference to the Great Limpopo and Kavanago-Zambezi Transfrontier Conservation Areas. Mammal Research Institute, Pretoria.

Fortin, M., S. Bedard, J. DeBlois, and S. Meunier. 2008. Predicting individual tree mortality in northern hardwood stands under uneven-aged management in southern Quebec, Canada. Annals of Forest Science 65.

Gandon, S., V. A. A. Jansen, and M. van Baalen. 2001. Host life history and the evolution of parasite virulence. Evolution 55:1056-1062.

Grubman, M. J. and B. Baxt. 2004. Foot-and-mouth disease. Clinical Microbiology Reviews 17:465-+.

Hargreaves, S. K., C. M. Foggin, E. C. Anderson, A. D. S. Bastos, G. R. Thomson, N. P. Ferris, and N. J. Knowles. 2004. An investigation into the source and spread of foot and mouth disease virus from a wildlife conservancy in Zimbabwe. Rev. sci. tech. Off. int. Epiz., 2004 23 (3).

Haydon, D. T., A. R. Samuel, and N. J. Knowles. 2001. The generation and persistence of genetic variation in foot-and-mouth disease virus. Preventive Veterinary Medicine 51:111-124.

Haydon, D. T., M. E. J. Woolhouse, and R. P. Kit-ching. 1997. An analysis of foot-and-mouth-disease epidemics in the UK. Ima Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology 14:1-9.

Jori, F., W. Vosloo, B. du Plessis, R. Bengis, D. Brahmabhatt, B. Gummow, and G. R. Thomson. 2009. A qualitative risk assessment of factors contributing to foot and mouth disease outbreaks in cattle along the western boundary of the Kruger National Park. Revue Scientifique et Technique de l'OIE 28:917-931.

Keeling, M. J., M. E. J. Woolhouse, R. M. May, G. Davies, and B. T. Grenfell. 2003. Modelling vaccination strategies against foot-and-mouth disease. Nature 421:136-142.

Kennedy, D. J., R. B. Jackson, and G. C. Ramsay. 1984. Difficulties experienced in recognising foot-and mouth disease in an outbreak in Zimbabwe. Australian Veterinary Journal 61:163-164.

Kock, R. A. 2003. What is the Infamous 'wildlife/ Disease interface?' A review of current knowledge for the African continent in South and east African experts panel on designing successful conservation and development interventions at the Wildlife/Livestock Interface: Implications for Wildlife, Livestock and Human Health AHEAD Forum. IUCN 5th World Parks Conference. IUCN, Durban South Africa.

Lefèvre, P. C., J. Blancou, R. Chermette, and G. Uilenberg. 2010. General considerations Viral diseases. Infectious and parasitic diseases of livestock. Edition TEC & DOC, Lavoisier, Paris.

Lloyd-Smith, J. O., D. George, K. M. Pepin, V. E. Pitzer, J. R. C. Pulliam, A. P. Dobson, P. J. Hudson, and B. T. Grenfell. 2009. Epidemic dynamic at the human-Animal interface. Science 326:1362-1367.

McClintock, B. T., J. D. Nichols, L. L. Bailey, D. J. MacKenzie, W. L. Kendall, and A. B. Franklin. 2010. Seeking a second opinion: uncertainty in disease ecology. Ecol Lett.

Melo, E. C., V. Saraiva, and V. Astudillo. 2002. Review of the status of foot and mouth disease in countries of South America and approaches to control and eradication. Revue Scientifique Et Technique De L Office International Des Epizooties



21:429-436.

Michel, A. L., R. G. Bengis, D. F. Keet, M. Hofmeyr, L. M. de Klerk, P. C. Cross, A. E. Jolles, D. Cooper, I. J. Whyte, P. Buss, and J. Godfroid. 2006. Wildlife tuberculosis in South African conservation areas: Implications and challenges. *Vet Microbiol* 112:91-100.

Mikkelsen, T., S. Alexandersen, P. Astrup, H. J. Champion, A. I. Donaldson, F. N. Dunkerley, J. Gloster, J. H. Sorensen, and S. Thykier-Nielsen. 2003. Investigation of airborne foot-and-mouth disease virus transmission during low-wind conditions in the early phase of the UK 2001 epidemic. *Atmospheric Chemistry and Physics* 3:2101-2110.

Moonen, P., E. van der Linde, G. Chenard, and A. Dekker. 2004. Comparable sensitivity and specificity in three commercially available ELISAs to differentiate between cattle infected with or vaccinated against foot-and-mouth disease virus. *Veterinary Microbiology* 99:93-101.

OIE. 2009. Foot-and-mouth disease. Technical disease cards october.

Osofsky, S. A., S. Cleaveland, W. B. Karesh, M. D. Kock, P. J. Nyhus, L. Starr, and A. Yang, editors. 2005. Conservation and development interventions at the wildlife/livestock interface: implications for wildlife, livestock and human health, Gland, Switzerland.

Parida, S. 2009. Vaccination against foot-and-mouth disease virus: strategies and effectiveness. *Expert Rev Vaccines* 8:347-365.

Paton, D. J., K. J. Sumption, and B. Charleston. 2009. Options for control of foot-and-mouth di-

sease: knowledge, capability and policy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:2657-2667.

Patz, J. A., P. Daszak, J. Epstein, A. M. Kilpatrick, G. M. Tabor, A. A. Aguirre, M. Pearl, N. D. Wolfe, J. Foufopoulos, D. Molyneux, D. J. Bradley, F. P. Amerasinghe, R. W. Ashford, D. Barthelemy, R. Bos, D. J. Bradley, A. Buck, C. Butler, E. S. Chivian, K. B. Chua, G. Clark, R. Colwell, U. E. Confalonieri, C. Corvalan, A. A. Cunningham, J. Dein, A. P. Dobson, J. G. Else, J. Epstein, H. Field, P. Furu, C. Gascon, D. Graham, A. Haines, A. D. Hyatt, A. Jamaluddin, E. F. Klein-au, F. Koontz, H. S. Koren, S. LeBlancq, S. Lele, S. Lindsay, N. Maynard, R. G. McLean, T. McMichael, D. Molyneux, S. S. Morse, D. E. Norris, R. S. Ostfeld, M. C. Pearl, D. Pimentel, L. Rakototiana, O. Randriamanajara, J. Riach, J. P. Rosenthal, E. Salazar-Sanchez, E. Silbergeld, M. Thomson, A. Y. Vittor, L. Yameogo, and V. Zakarov. 2004. Unhealthy landscapes: Policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives* 112:1092.

Proffitt, K. M., J. A. Gude, K. L. Hamlin, R. A. Garrott, J. A. Cunningham, and J. L. Grigg. 2011. Elk distribution and spatial overlap with livestock during the brucellosis transmission risk period. *Journal of Applied Ecology* 48:471-478.

Rweyemamu, M., P. Roeder, D. Mackay, K. Sumption, J. Brownlie, Y. Leforban, J. F. Valarcher, N. J. Knowles, and V. Saraiva. 2008. Epidemiological patterns of foot-and-mouth disease worldwide. *Transboundary and Emerging Diseases* 55:57-72.

Sinclair, A. R. E. 1977. *The African Buffalo*. The University of Chicago, Chicago, USA.

Smieszek, Y. 2009. A mechanistic model of infection: why duration and intensity of contacts

should be included in models of disease spread. *Theoretical Biology and Medical Modelling* 6:25.

Sorensen, K. J., R. L. Madekurozwa, and P. Dawe. 1992. Foot and mouth disease: detection of antibodies in cattle sera by blocking ELISA. *Veterinary Microbiology* 32:253-265.

Sutmoller, P., G. R. Thomson, S. K. Hargreaves, C. Foggin, and E. Anderson. 2000. The foot-and-mouth disease posed by African buffalo within wildlife conservancies to cattle industry of Zimbabwe. *Prev Vet Med* 44:43-60.

Taylor, L. H., S. M. Latham, and M. E. J. Woolhouse. 2001. Risk Factors for human disease emergence. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 356:983-989.

Taylor, R. D. and R. B. Martin. 1987. Effects of veterinary fences on wildlife conservation in Zimbabwe. *Environmental Management* 11:327-334.

Thomson, G. R. 1995. Overview of foot and mouth disease in southern Africa. *OIE Revue Scientifique et Technique* 503-520.:503-520.

Thomson, G. R. and A. D. R. Bastos. 2004. Foot-and-mouth disease. Pages 1324-1365 in J. A. W. Coetzer and R. C. Tustin, editors. *Infectious diseases of livestock*. Oxford University Press Southern Africa, Oxford.

Thomson, G. R., W. Vosloo, and A. D. Bastos. 2003. Foot and mouth disease in wildlife. *Virus Research* 91:145-161.

Vosloo, W., A. D. Bastos, O. Sangare, S. K. Hargreaves, and G. R. Thomson. 2002a. Review of the status and control of foot and mouth disease in sub-Saharan Africa. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 21:437-449.

Vosloo, W., K. Boshoff, R. Dwarka, and A. Bastos. 2002b. The possible role that buffalo played in the recent outbreaks of foot-and-mouth disease in South Africa. *Ann NY Acad Sci* 969:187-190.

Vosloo, W. and G. R. Thomson. 2004. Natural habitats in which Foot-and-Mouth disease virus are maintained. *Foot-and-Mouth disease: current perspectives*:385-412.

Woodroffe, R., C. A. Donnelly, G. Wei, D. R. Cox, F. J. Bourne, T. Burke, R. K. Butlin, C. L. Cheeseman, G. Gettinby, P. Gilks, S. Hedges, H. E. Jenkins, W. T. Johnston, J. P. McInerney, W. I. Morrison, and L. C. Pope. 2009. Social group size affects *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*). *Journal of Animal Ecology* 78:818-827.





APPENDIX 1.

Comparison table of different study sites

National Park (NP)	Hwange NP (Main camp)	Gonarezhou NP (Mabalauta)	Kruger NP (North)	References
Village name	Dete	Malipati	Pesvi	
Superficy of all the NP	15000 km² total	5050 km² total	19000km² total	(Valeix et al. 2009, Gandiwa and Patience 2010)
Georeference interface UTM	35K 484826m E 794130m S	36K 336783m E 7558824m S	36K 314914m E 7529513m S	Google earth
Altitude	1106m	247m	235m	Google earth
Pluviometry	606 mm	466mm	450mm	Google earth
NP border	Railway	river	River	Google earth and fields records
Vegetation NP	Woodland-bushland semi-arid savanna : <i>Colophospermum mopane</i> and <i>Combretum spp.</i>			(Valeix et al. 2009, Ferreira and Funston 2010, Gandiwa and Patience 2010)
Type of water disponibility	water pans	+++	+	Google earth and fields records
	river	-	++	
lion (pathero leo) pressure on livestock and density inside NP	+++	+	+	(Dunham 2002, Valeix et al. 2009, Ferreira and Funston 2010)
buffalo density (area of interest)	+	+	+	(Dunham 2002, Chamaille-Jammes et al. 2009) Sanparks data
Size of buffalo herds equipped with GPS collars	1 herd= 250 heads	1 herd = 100 heads	4 herds = 20+10+20+25 = 75 heads	Fields records
Nb buffalo collars	n coll = 3	n coll = 4	n coll =8	Fields records
Total number of cattle in the area potentially in contact with buffalo	Chezhou = 1107 Sialwindi = 1195 Mabale = 2543	Malipati = 1506	Pesvi = 1634	Veterinary services Zimbabwe, Cross Dete
Nb cattle collars	n coll = 11	n coll = 5	n coll =5	Veterinary services Zimbabwe, Cross Dete
Nb cattle not in contact as negative control	Tinde = 3540	Choumpani = 2536	Choumpani = 2536	Veterinary services Zimbabwe, Cross Dete

REFERENCES

Chamaille-Jammes, S., M. Valeix, M. Bourgarel, F. Murindagomo, and H. Fritz. 2009. Seasonal density estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. African Journal of Ecology 47:804-808.

Dunham, K. M. 2002. Aerial census of elephants and other large herbivores in north-west Matabeleland, Zimbabwe:2001. WWF – SARPO occasional paper series. Harare,Zimbabwe: WWF-SARPO.

Ferreira, S. M. and P. J. Funston. 2010. Estimating lion population variables: prey and disea

se effects in Kruger National Park, South Africa. Wildlife Research 37:194-206.

Gandiwa, E. and Z. Patience. 2010. Wildlife management in Gonarezhou National Park, Southeast Zimbabwe: Climate change and implication for management. Nature & Faune Vol.25.

Valeix, M., A. J. Loveridge, S. Chamaille-Jammes, Z. Davidson, F. Murindagomo, H. Fritz, and D. W. Macdonald. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatio-temporal variations influence habitat use. Ecology 90:23-30.

APPENDIX 2.

Vaccination sessions and percentage of cattle vaccinated per site.

Data recorded by the veterinary services in Chiredzi. The FMD vaccines used were sourced from the Botswana Vaccine Institute (BVI).

% cattle vaccinated to FMD	Session 1 : 03/09	Session 2: 08/10	Session 2 Booster: 10/10	Session3 : 04/11
Malipati	95.6	94.7	100	unknown
Pesvi	33.5	51.5	61,5	unknown
Choumpani	100	83.3	66,4	unknown
Dete	-	-	-	-
Tinde	-	-	-	-

APPENDIX 3. Home range computation and volume overlap calculation

Movement-based methods have been shown to estimate more reliable space use than classical location-based approaches (Cumming and Cornelis 2012). The extent to which the collared individuals shared space was quantified using the volume of intersection statistics (Fieberg and Kochanny 2005). Analyses were performed with R software (version 2.10.1, R Development Core Team 2009). Geographic coordinates were projected using a rgdal package. Home ranges and home range overlaps were computed using adehabitat HR and raster packages. Maps were designed using ArcGis (version 9.3.1; ESRI Inc., Redlands, California).

REFERENCES

Cumming, G. S. and D. Cornelis. 2012. Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. Diversity and Distributions Article first published online: 19 APR 2012.

Fieberg, J. and C. O. Kochanny. 2005. Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution. Journal of Wildlife Management 69:1346-1359.

APPENDIX 4. Modeling details (1/2)

	NSP		SAT	
	random effect	fixed effect	random effect	fixed effect
	(standard deviation)		(standard deviation)	
intercept	X	-2.71 (0.38)	X	-1.06 (0.63)
individual	0.50		0.84	
herd	0		0.38	
site*season	1.81		2.21	

TABLE 1 :Variance components for serological incidence

Variable tested	NSP		SAT	
	Npar	AIC	npar	AIC
age+site + season + site*season	17	389.2	17	318.72
age+site+season	9	NC	9	333.48
site+season +site*season	16	391.86	16	336.91
age+site	6	430.95	6	339.73
age+season	5	398.65	5	374.34
site	5	453.33	5	358.82
season	4	408.24	4	398.59
age+season+area+control+season*area+season*control+area*control	14	NC	14	315.10
age+season+area+control+season*area+season*control	13	NC	13	316.65
season+area+control+season*area+ season*control	12	387.51	12	334.10
age+ season+area+control+season*area+ area*control	11	384.69	11	331.26
age+ season+area+control+season*control+area*control	11	NC	11	317.35
season+area+control+season*area+season*control+area*control	13	NC	13	333.19
age+ season+area+control+season*control	10	NC	10	316.87
age+ season+area+control+area*control	8	NC	8	331.66
age+ season+area+control+season*area	10	382.98	10	329.28
age+season+area	6	NC	6	328.15
age+season+area+control	7	NC	7	329.79
age+ season +control	6	399.34	6	375.54
age+ season + area + season*area			9	327.29
age+ cont+area	4	427.21	4	336.08
age+ season	5		5	374.34
age+control	3		3	378.73
age+area	3		3	334.31
area	2		2	377.66

TABLE 2. Selection among alternative GLMM to describe serological incidence

site = Dete, Tinde, Malipati, Pesvi, Choumpani

season= cold-dry1, hot-dry, rainy, cold-dry2

area= KAZA-TFCA, GL-TFCA

control= Tinde, Choumpani

Random effects: individuals for NSP and herds for SAT

APPENDIX 4. Modeling details (2/2)

	NSP		SAT	
	random effect	fixed effect	random effect	fixed effect
	(standard deviation)		(standard deviation)	
intercept	X	+0.42 (0.60)	X	-2.31 (0.87)
individual	0		0.33	
herd	0		0.45	
site*season	4.57		3.29	

TABLE 3 : Model selection reversion

Variable tested	NSP		SAT	
	npar	AIC	npar	AIC
age+site+season +site* season	17	128.10	17	219.39
age+site+season	9	123.68	9	217.96
site+season +site*season	16	127.62	16	224.57
site+season	6		6	
age+site	6	140.27	6	228.63
age+season	5	147.88	5	262.18
age+season+area+control+season*area+season*control+area*control	14	123	14	214.70
season+area+control+season*area+season*control+area *control	13	122.77	13	219.3
age +season+area+control+season*area+season*control	13	121.19	13	222.41
season+area+control+season*area+season*control	12	121.03	12	227.32
age+season+area+control+season*area+ area*control	11	124.05	11	219.38
age+season+area+control+season*control+area*control	11	123.09	11	211.40
age +season+area+control+season*area	10	122.79	10	222.12
age + season+area+control+ control *area	8	123.12	8	217.87
age +season+area+control+ season*control	10	121.85	10	217.92
season+area+control+ season*control	9	121.84	9	222.26
age +season+area+control	7	125.43	7	222.04
season+area+control	5	124.95	5	221.04
age +season+area	6	137.46	6	225.32
season + area			5	231.47
age +season+control	6	136.02	6	263.88
season + control			5	270.71
age +area+control	4	148.38	4	230.89
area + control			3	239.06
age+area	3	160.83	3	235.78

TABLE 4. Model selection sero-logical reversion: GLMM Random effect individuals for NSP and herds for SATs



## ANNEXE 3

---

## DOES PREDATOR PRESENCE INFLUENCE THE RISK OF PATHOGEN TRANSMISSION FROM WILD TO DOMESTIC HERBIVORES AT THE EDGE OF PROTECTED AREAS?

(For submission to *Journal of Applied Ecology*)

Eve Miguel<sup>1</sup>, Marion Valeix<sup>2</sup>, Vladimir Grosbois<sup>1</sup>, Andrew J Loveridge<sup>3</sup>, David W Macdonald<sup>3</sup>, Michel de Garine-Wichatitsky<sup>4</sup>, Hervé Fritz<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Cirad AGIRs, Montpellier France

<sup>2</sup> Cnrs, LBEE, Lyon France

<sup>3</sup> Wildcru, University of Oxford, United Kingdom

<sup>4</sup> Cirad, AGIRs, Harare, Zimbabwe

### ABSTRACT

1. Humans and their domestic animals live in increasing proximity to protected areas and wildlife. These interface areas characterized by risks of disease transmission and livestock depredation are an urgent conservation issue worldwide. Understanding the drivers of the interactions between livestock and wildlife in these areas is greatly needed. Here, we explored how a top predator could modulate the wild-domestic herbivore interactions and consequently the risk of disease transmission at the edge of protected areas

2. We assessed the risk of foot-and-mouth disease (FMD) transmission associated with the spatial use of the interface between a protected area in Zimbabwe and its surrounding communal lands by sympatric domestic cattle *Bos taurus* and *Bos indicus*, African buffalo *Syncerus caffer*, under predation risk by the African lion *Panthera leo*. We combined a 16-month serological survey of FMD based on repeated measurements on 110 domestic cattle with contemporaneous GPS-collar data on the three sympatric species.

3. Overall FMD incidence in the cattle population was low but showed a peak in the rainy season when most cattle incursion in the protected area occurred. Because contacts between cattle and buffalo were rare, these results suggest an important survival of the FMD virus in the environment.

4. We revealed a negative relationship between cattle incursion into the protected area and lion presence at the interface. Because the presence of lions is positively correlated to the presence of buffalo, our study suggests that the presence of lions may indirectly decrease the likelihood of encounters between cattle and buffalo and could contribute to the low level of FMD incidence in the study system.

5. Despite the attractiveness of the protected area in terms of resources, cattle used it only during the rainy season, which coincides with the ploughing and harvesting period in communal areas when humans are likely to push their livestock away from the crops. The non-use of the protected area during the dry season underlines the importance of the risks associated to entering the protected.

*Synthesis and applications.* Our study suggests that cattle owners balance the benefits of their livestock entering protected areas (i.e. decrease resource competition in communal lands) with the costs associated with the risks of predation and to a lesser extent in the study system of infection. We argue that a better integration of sociologists with ecologists and medical scientists has to be achieved to better understand the new complex ecosystems in this changing world.

**Key-words:** Buffalo, Cattle, Foot and mouth disease, Human-wildlife coexistence, Interface, Landscape of fear, Lions

## INTRODUCTION

**T**he increasing human population and the associated increase in resource consumption and habitat fragmentation worldwide are, in many places, forcing humans and their domestic animals to live in increasing proximity to protected areas and wildlife (Wittemyer et al. 2008). Protected areas are hosts to a diverse and abundant wildlife and are often delimited by soft and porous frontiers such as rivers or roads, and consequently animal movements between protected areas and their periphery occur both ways (Ferguson and Hanks 2010). The interfaces between protected areas and surrounding communal lands are thus hotspot of potential interactions between people, their livestock and wildlife, often typified by intense human-wildlife conflicts including threat on human life (e.g. Packer et al. 2005), livestock depredation by carnivores (e.g. Kolowski and Holekamp 2006), crop destruction by wild herbivores (e.g. Hoare 1999), disease transmission (e.g. Jones et al. 2008) and competition for shared resources (e.g. (Mishra et al. 2004)). These interface areas are an urgent conservation issue worldwide (Woodroffe et al. 2005). Research that advances our understanding of the drivers of the interactions between livestock and wildlife in these areas is greatly needed to improve veterinary and public health, conflict mitigation, conservation and ultimately to promote human-wildlife coexistence.

In Africa, where population growth is the highest and the population living at the edge of protected areas has increased drastically in the recent past (Wittemyer et al. 2008, Bongaarts and Sinding 2011), and where livestock plays a key-role in the livelihoods of rural families (Herrero et al. 2010), understanding where, when and why livestock

interact with wildlife is urgent (du Toit 2011). The use of space by cattle, often driven by cattle-herders in African rangelands, is likely to reflect a trade-off between potential benefits (access to resources such as water and grazing) and potential costs of entering protected areas, including risks of predation by wild carnivores, disease transmission from a wild reservoirs, and fines or confiscation of livestock illegally grazing inside protected areas. Increased encroachment of human activities inside wildlife habitats is indeed suspected to have enhanced pathogen transfer between wildlife and domestic animals (Daszak et al. 2000) and caused many recent disease emergences including zoonosis (e.g. HIV (Hahn et al. 2000), Nipah virus (Daszak et al. 2006)). Additionally, people and livestock living at the periphery of conservation areas are increasingly suffering from human-wildlife conflicts in many areas (Treves and Karanth 2003, Inskip and Zimmermann 2009, de Garine-Wichatitsky et al. In press). The risks associated with disease transmission and carnivore depredation are likely to influence the herder's decisions, as to when and how long livestock are allowed to graze within the protected area (Macdonald and Laurenson 2006, Alexander and McNutt 2010). Further, the presence of large carnivores is likely to affect both livestock and wild herbivores habitat use (Valeix et al. 2009), and indirectly influence domestic and wild herbivores interactions, and consequently disease transmission between these two hosts.

The triptychs '**predators – wild/domestic prey – pathogens**' are complex systems that have recently received considerable theoretical and modeling attention with the development of new models linking predator-prey and host-pathogen models (Roy and Holt 2008, Moore

et al. 2010). However, empirical studies of such systems are very rare (but see (Edeline et al. 2008, Alexander and McNutt 2010). Here, we assess the risk of foot and mouth disease (FMD) transmission associated with the spatial use of the interface between a protected area in Zimbabwe and its surrounding communal lands by sympatric domestic cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*), African buffalo (*Syncerus caffer*), under predation risk by the African lion (*Panthera leo*). Buffalo is assumed to be the main reservoir of FMD (Thomson et al. 2003), a very contagious disease (Haydon et al. 1997) endemic to Zimbabwe livestock. The virus transmission is complex. A direct pathway is well documented in literature with infection by oral inhalation of viral particles during close contact between two hosts (OIE 2009). Indirect transmission through contact with contaminated ground or water is possible, even in semi-arid regions (Lefèvre et al. 2010), although this has never been quantified in natural conditions in savanna ecosystem.

In this study, we combined a unique dataset of simultaneous GPS-collar data of free-ranging wild and domestic hosts and their natural predator (i.e., domestic cattle, buffalo and lion), with an epidemiological survey of FMD in domestic hosts to (i) assess the seasonal risk of infection of cattle by wild herbivores and the transmission mode of the virus (by close interactions between animals or indirect transmission via the environment), and (ii) explore the potential influence of lion' presence on cattle-buffalo interactions and risk of disease transmission.

## MATERIAL AND METHODS

### Study area

The study was carried out at the northern periphery of Hwange National Park (HNP, 15000 km<sup>2</sup>; 35K 484826E; 794130S; Fig. 1). The edge of the national park is unfenced, and thus permeable to movements of wild and domestic animals. HNP and its surrounding protected areas host a large diversity (Chamaille-Jammes et al. 2009) of wild herbivore species and is characterized by a relatively high abundance of large carnivores (e.g. 2.7 lion/100km<sup>2</sup> (Loveridge et al. 2007)). The land use mosaic in our study area at the periphery of HNP is composed of communal areas and Forestry Commission areas (Sikumi Forest), which protected areas devoted to sustainable use of natural resources. Activities in communal lands consist of subsistence farming with small-scale livestock production. Cattle herds are usually confined at night in enclosures located close to owners' houses. During day time, they are generally driven by a herder to grazing areas and water pans. Entering national parks is forbidden throughout the year in Zimbabwe (Lindsey et al. 2011).

However, the use of natural resources from the Forestry Commission area is more flexible, with permission granted to local communities to collect deadwood and harvest building material. Although initially forbidden, neighboring farmers were granted the authorization to graze





their cattle inside the Sikumi Forest (within 3km of the boundary), as a result of a negotiation between traditional leaders and the Forestry Commission during the severe droughts that hit the country between 1992 and 1995. This tolerance for grazing is no longer recognised by the Forestry Commission, but the practice persists informally. In the studied communal area, veterinary services estimated in 2010 the domestic herbivore abundance at 10 cattle per km<sup>2</sup>, 9 goats per km<sup>2</sup> and 0.6 donkey and sheep per km<sup>2</sup> (unpublished data).

For this study, we restricted our analyses to an area encompassing the Sikumi Forest, the 3km 'buffer' and the adjacent communal lands

(**Fig. 1**). Overall, the vegetation is characterized by a woodland-bushland semi-arid savanna dominated by *Colophospermum mopane*, *Combretum* spp, *Acacia* spp. and *Baikiaea* (Rogers 1993). However, NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) extracted from Landsat images (Landsat-7 2012/04/29) was 13% in the buffer whereas it was 5% in the first 3 km of communal lands suggesting a higher vegetation productivity and biomass in the buffer (**Fig. 1**). Further, the vegetation is likely to less fragmented and less overgrazed in the buffer than in communal lands. Available surface water for animals is scattered over the landscape but water pan density is three times higher in the buffer (0.25 water pans per km<sup>2</sup>) than in the

adjacent communal lands (0.08 water pans per km<sup>2</sup>; including pans and boreholes). The mean annual rainfall is ~ 600mm, with three seasons are commonly distinguished: the rainy season (mid November-March), the cold dry season (April-July) and the hot dry season (August- mid-November). The study period extended from April 2010 to August 2011.

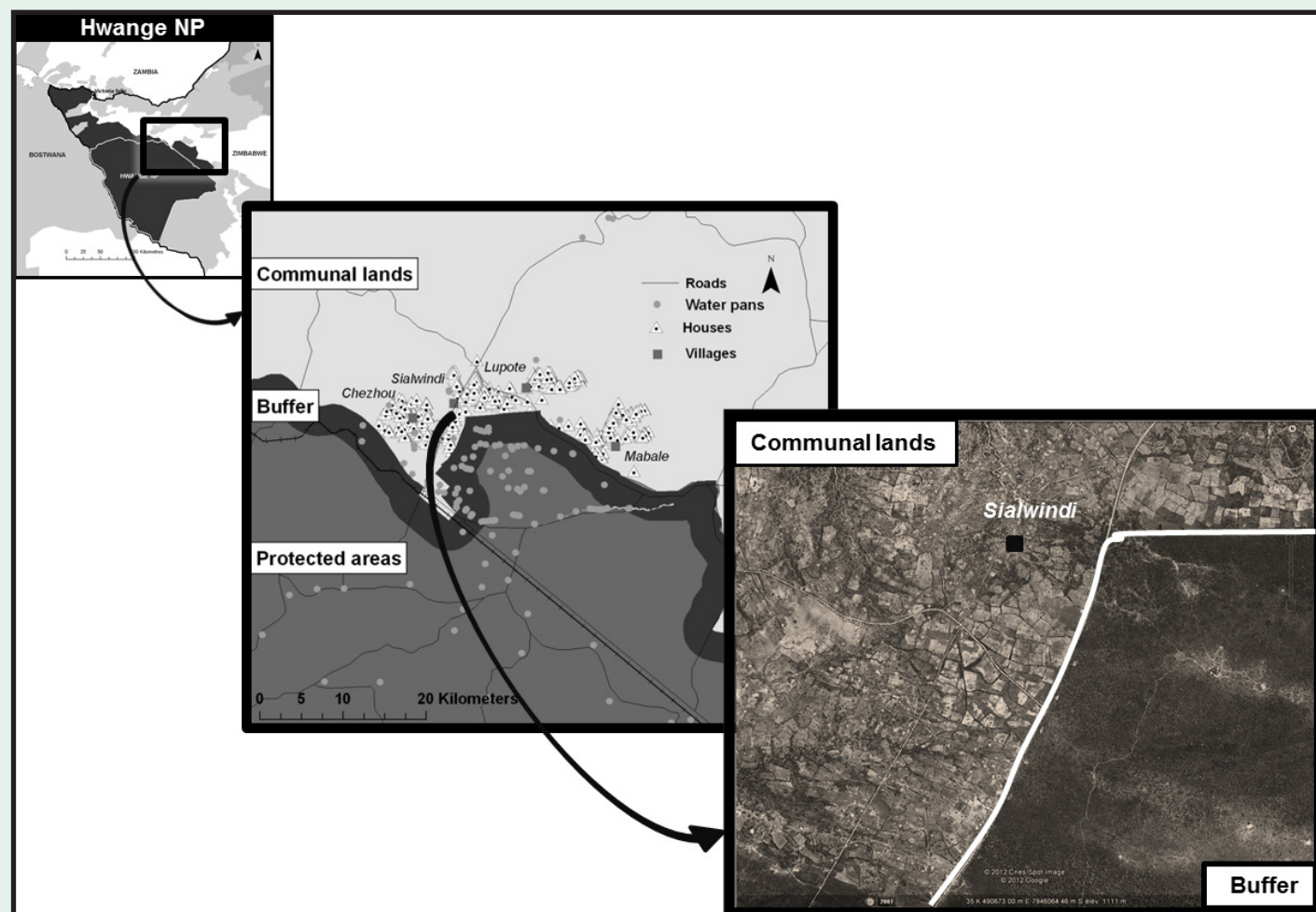
### GPS radio-collar data

We used data from GPS UHF collars (manufactured by African Wildlife Tracking) fitted simultaneously on 11 cattle (adult females), 3 buffalo (adult females), and 10 lion (3 adult females and 7 adult males). GPS locations were taken on an hourly basis 24 hours a day for buffalo. GPS were scheduled to acquire one location per hour during the day for cattle with additional fixes at 23h and 1h, and one location per hour during the night for lion with additional fixes at 9h and 16h (according to their biological activities). One collar was fitted per cattle herd and considered representative of the movements of the entire herd. Wildlife census data (Zimbabwe Parks and Wildlife Management Authority, CNRS unpublished data), field expertise and flyover during the capture revealed that there were 3 major buffalo herds in the northern sector of Hwange National Park. Three collars were fitted in the buffalo herd most likely to be in contact with the GPS-equipped cattle herds (herd size ~ 250). Buffalo were immobilized using standard procedures by helicopter and woken-up using chemical antidote (de Garine-Wichatitsky et al. 2010). The overlap between collared buffaloes was high with a mean of 81.6% (range: 79-84%), suggesting that the three collared individuals are reasonably representative of the movements of the whole herd. Lions were darted from a vehicle

and immobilized using chemical drugs (see (Loveridge et al. 2007 for details).

### Foot and mouth disease epidemiological survey

We performed an individual-scale longitudinal serological survey on 110 cattle to describe the dynamics of foot and mouth disease FMD serological incidence (i.e. acquisition of antibodies after infection). No outbreak was recorded during our study by the veterinary services and thus no vaccination campaign was undertaken in the Hwange district. In each cattle herd monitored with GPS, the serological survey was conducted on 10 randomly chosen ear-tagged adults (males and females). The 110 cattle were blood sampled every 4 months when possible during the 16-months study period. On average, studied cattle were blood sampled 4 +/- 1 times over this period. Serological tests were conducted at the laboratory of the Governmental Veterinary Services (GVS) of Zimbabwe. ELISA commercial test (PrioCHECK® FMDV NS) was applied on each sample to detect FMD antibodies in livestock. The ELISA commercial test detects the antibodies produced following natural viral replication, irrespectively of the virus serotype, but not vaccinal antibodies (Moonen et al. 2004). The specificity and sensitivity of the test are estimated at to be 98.1% and 97.2%, respectively (Brocchi et al. 2006). We assumed that a transition from the seronegative status to the seropositive status between two sampling sessions reflected the occurrence of a natural infection event during this period. Furthermore, to confirm the reservoir role of buffalo, the FMD serological prevalence was estimated at 80% by the ARC-OVI (Agricultural Research Council- Onderstepoort Veterinary Institute) in buffalo from Hwange



**Figure 1.** Study area and google earth picture showing fields adjacent to wild lands

National Park (n = 15, December 2009 from Southern African Territories 1/2/3 serotypes - Wildlife Unit records, Harare, Zimbabwe).

### *Risk of FMD infection*

#### **Exposure to the risk of FMD infection: interactions between cattle and buffalo**

To investigate the potential infective interactions between the monitored cattle and buffalo, we firstly estimated the proportion of locations in each land category (communal lands, buffer and protected areas) and calculated seasonal home ranges and overlaps for each collared individual using the movement-based kernel density estimation method (Benhamou and Cornelis 2010), a method with recognized strengths (Cumming and Cornelis 2012). Analyses were performed with R software (R development core team, 2011) and © 2012 RStudio, Inc. free softwares, using 'adehabitat HR', 'rgdal' and 'raster' packages. Maps were designed using ArcGis (version 9.3.1; ESRI Inc., Redlands, California). GPS locations of collared buffaloes and cattle were secondly used to document potentially infective contacts between the two species. We considered that a potentially infective contact occurred whenever a cattle location was recorded within 300m of a buffalo location less than 15 days after the buffalo location had been recorded. For the time window, we made the conservative assumption that the virus can survive in the environment for 15 days in the study ecosystem characterized by semi-arid climatic conditions (Lefèvre et al. 2010). For the spatial window, we considered that the buffaloes tracked represent a herd, GPS precision is imperfect and tracked individuals move during the one hour period between two consecutive locations. Moreover,

to draw unbiased contact rate comparisons, we expressed contact rates in terms of number of contacts relative to the number of cattle-buffalo location pairs to take into account the seasonal variation in GPS acquisition rates and number of GPS collars deployed. Because these rates were extremely low, they were multiplied by 108. The resulting index is hereafter referred to as the 'cattle-buffalo contact index'.

#### **Actual risk of FMD infection: serological incidence**

We modelled serological incidence of FMD in cattle according to (1) seasons, (2) buffalo contact index and (3) cattle incursion rate into the buffer (i.e. cattle localisations inside national park/ total cattle localisations (inside national park + communal lands)). The dependent variable was binary: the serological status of an individual (cattle) either changed or remained unchanged during a time interval. The statistical models used were generalized linear mixed models (GLMM) with binomial error structures. Because the same individual could produce more than one pair of successive serological records and because individuals were aggregated in herds, herd random effects were included whenever pseudo-replication at herd levels was observed. Finally, because not all cattle were sampled at each of the 5 sampling sessions and consequently the time between two sampling sessions varied from 4 to 8 months, a complementary log-log link function was used and the log of the length of the time interval was included as an offset in the models (Fortin et al. 2008). Goodness of fit was assessed through Pearson over-dispersion test (Bolker et al. 2009). Model selection was performed using Akaike Information Criterion (Burnham and Anderson 2002, Bolker et al. 2009). These analyses were performed with R (R development

core team, 2011) and © 2012 RStudio, Inc. free softwares using the 'glmmPQL' package.

### *Influence of predator presence on cattle-buffalo interactions*

#### **Cattle and buffalo exposure to the risk of predation by lions**

To investigate the potential interactions between lions and their sympatric domestic and wild prey, we used the same approach and analyses as described in the above section 'Exposure to the risk of FMD infection: interactions between cattle and buffalo'. For buffalo-lion interactions, we then considered that a potential contact occurred when a lion location was recorded within 500 meters of a buffalo location less than 3 hours after the buffalo location had been recorded. For cattle-lion interactions, as GPS acquisitions for cattle and lion were not simultaneous in time (day for cattle and night for lion), we used a large temporal and spatial window to assess potential contacts. This also accounts for the fact that lion excursions in communal areas are generally assumed to be short-term 'raids' (Valeix et al. 2012) so could occur between two GPS locations. We identified a potential cattle-lion contact when a lion location was recorded within 1000 meters and less than 24 hours after a cattle location had been recorded. All contacts were calculated as detailed in the above section 'Exposure to the risk of FMD infection: interactions between cattle and buffalo'. The estimated cattle-lion contact index was very low and variable, and hence was log transformed.

#### **Influence of lion presence on cattle and buffalo incursions into the buffer zone**

We estimated the relative risk of encountering lion in the buffer by the proportion of lion locations in this area for each study month. The cattle and buffalo incursion probabilities in the buffer were then modelled according to this relative risk of encountering lion. The response variable was a matched pair of counts of cattle GPS locations inside and outside the buffer (i.e. proportion of cattle or buffalo locations in the buffer). The statistical models used were generalized linear mixed models (GLMM) with binomial error structures, herd as random effect and the index of potential predation risk based on proportion of lion locations in the buffer as a fixed effect.

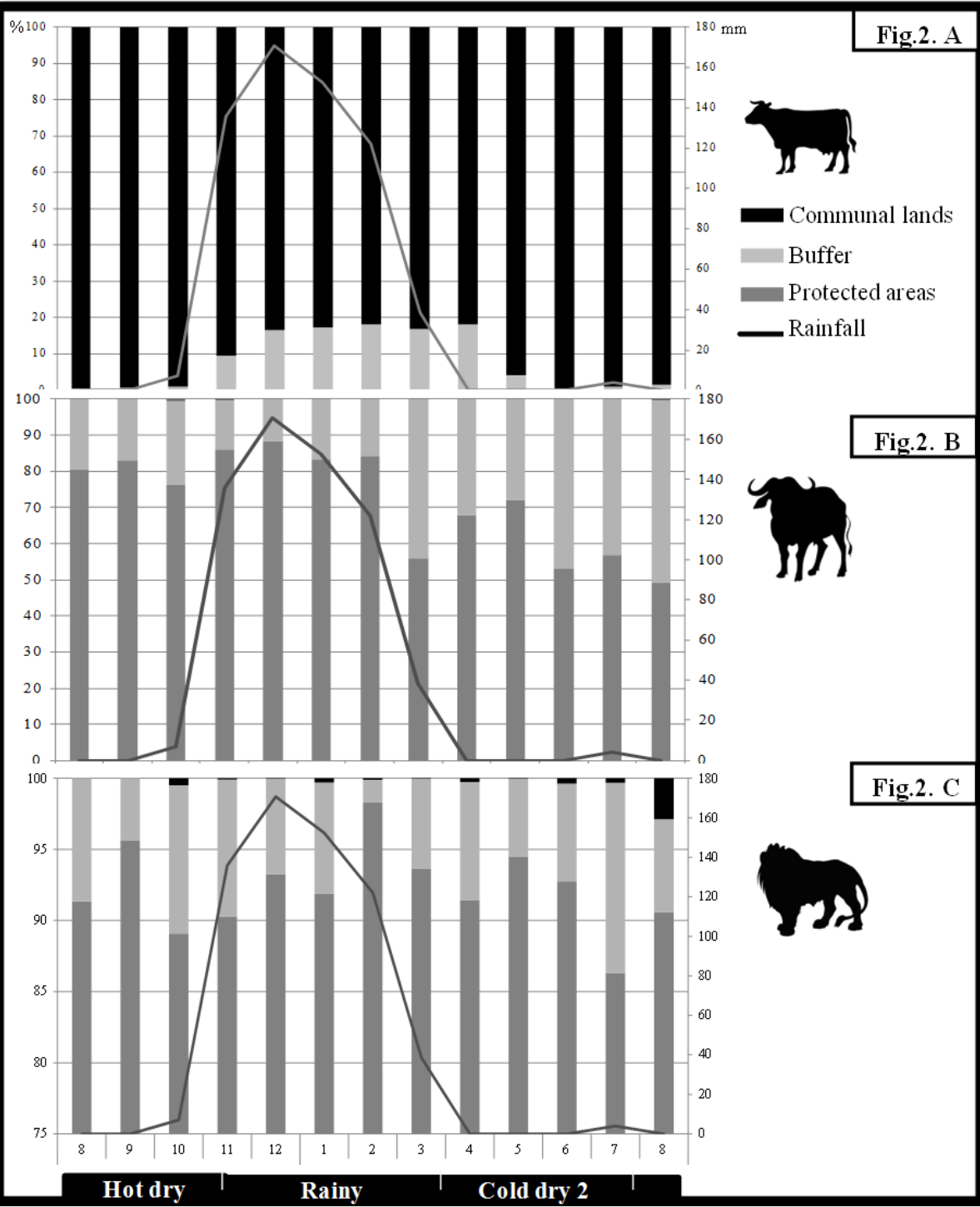
## **RESULTS**

### *Risk of FMD infection*

#### **Exposure to the risk of FMD infection: interactions between cattle and buffalo**

Cattle spent most of their time in communal lands (80-95% of the locations), i.e. outside the protected areas (Fig. 2A). Cattle incursions into the buffer were more frequent during the rainy season (Fig. 2A). Buffalo were almost never observed in the communal lands (Fig. 2B). They consistently used both the buffer and protected areas throughout the year, with a slightly higher use of the buffer during the cold-dry2 season (Fig. 2B). Seasonal home ranges (Fig. 3) revealed that buffalo avoided human settlements, with the majority of utilization distribution recorded at consequential distance from the protected area border, and confirmed the stronger cattle incursion into protected areas during the rainy season (Fig. 3B).





**Figures 2.** Distribution of A. Cattle B. Buffalo and C. Lion locations between the three land use types (communal, buffer or protected areas).

The cattle-buffalo contact index was very low with a relative peak at the end of the hot dry season (Fig. 4A), with most contacts occurring within 500m of a water pan, a pattern characteristics of the hot dry season Less than 2% of contacts occurred within a temporal window of 24h, 19 % within 5 days and 46% within 10 days. In figure 3, contact locations are illustrated with green stars.

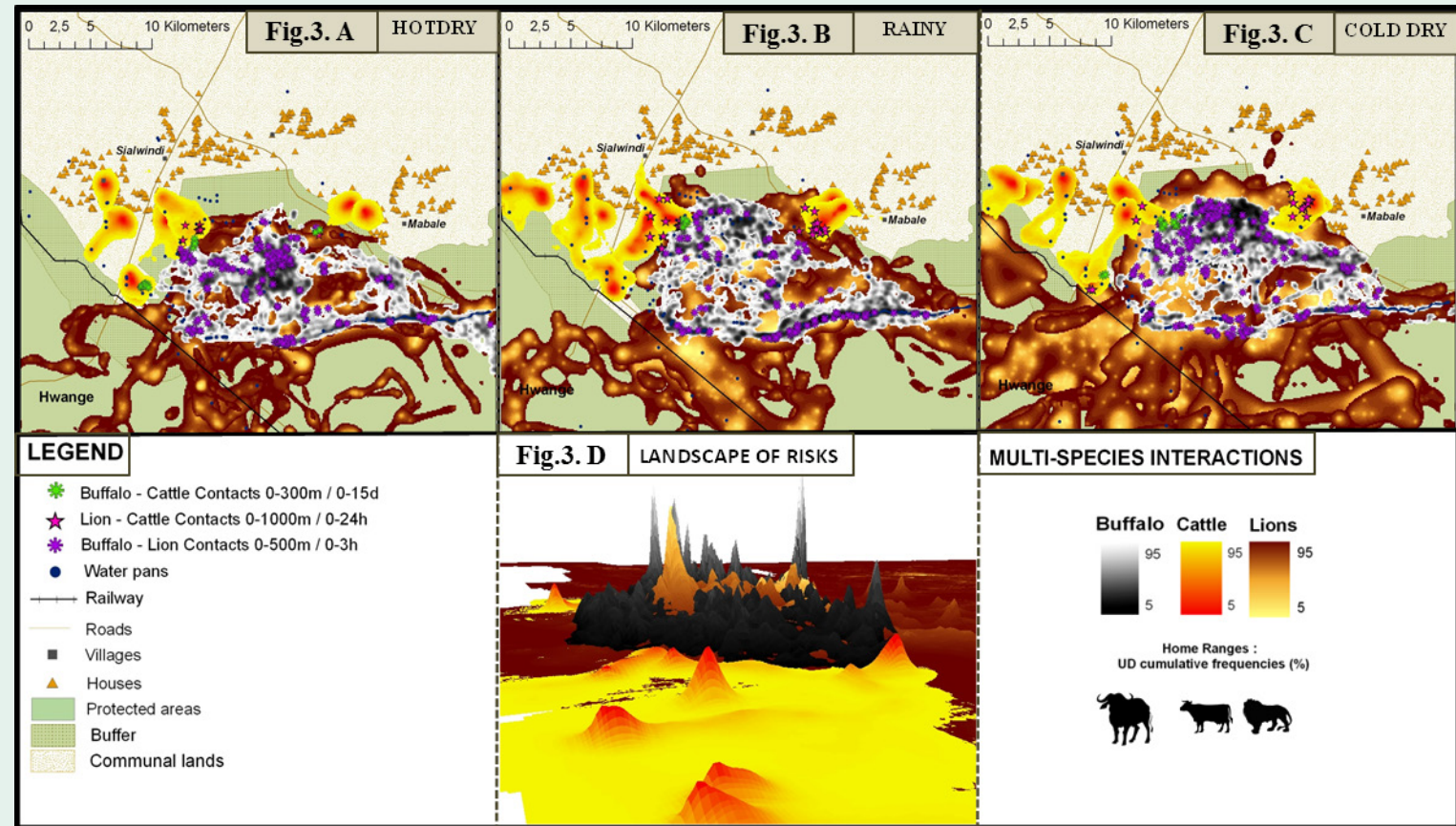
**Actual risk of FMD infection: serological incidence**

The serological incidence of FMD in cattle was significantly higher during the rainy season (Fig.

4B and Table 1). Buffalo-cattle contact index had no influence (Table 1), however, the serological FMD incidence increased significantly as the index of cattle incursion into the buffer increased (Fig. 4 C). The positive effect of age was not significant but decreased the AIC (Table 1).

*Influence of predator presence on cattle-buffalo interactions*

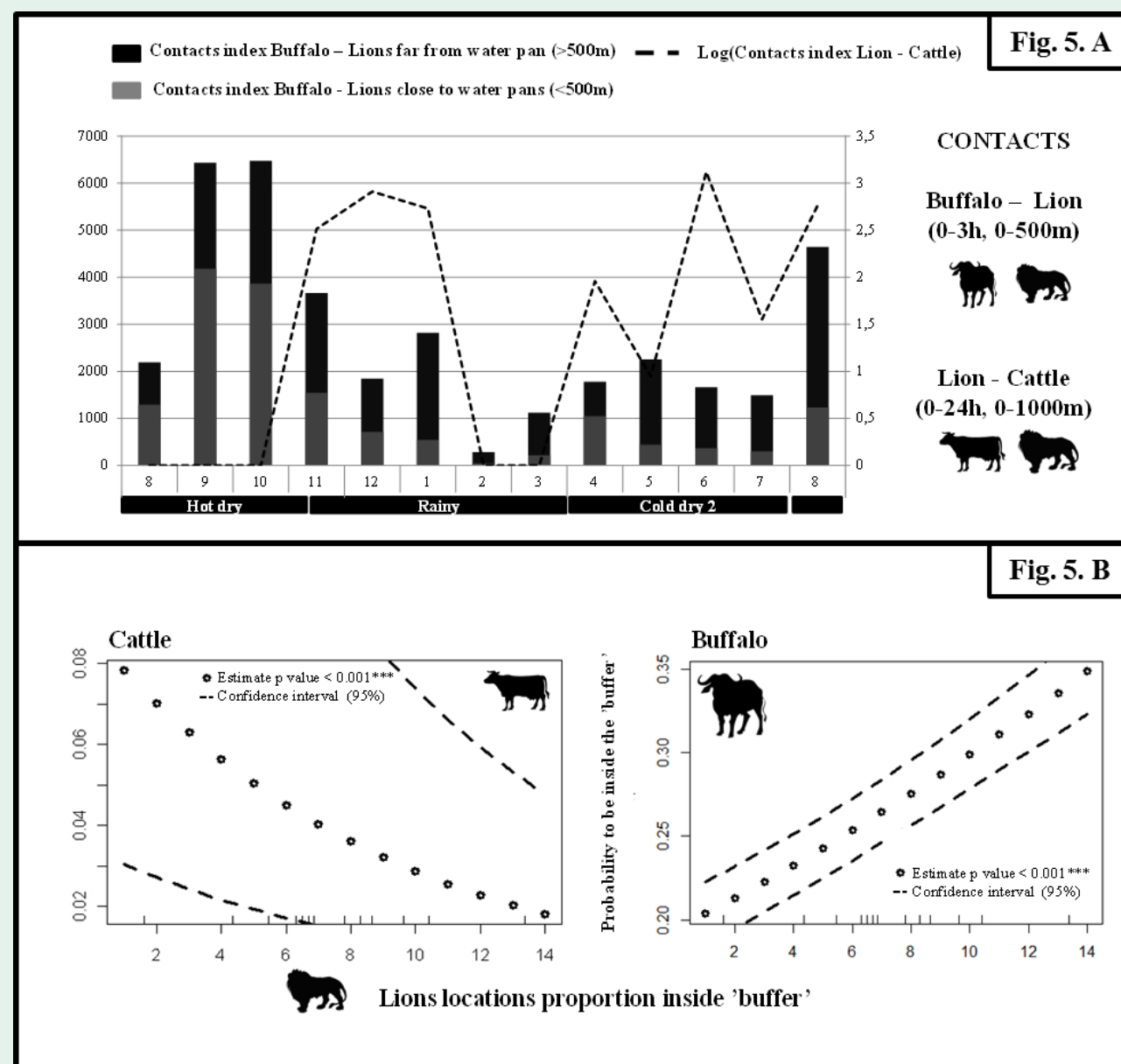
**Cattle and buffalo exposure to the risk of predation by lions**



**Figures 3.** The landscapes of risk: Home range overlap between the three study species (Buffalo – Cattle – Lion) with locations of the potential inter-specific contacts according to season. Home range legend refers to the UD cumulative relative frequencies up to 95%: the value attributed to a given percentage, p, applies to the area comprised between p and p - 5% isopleths.







**Figures 5.** Risk of predation by lions: A. Buffalo-lion contact index according to season and water access with the log of the lion-cattle contact index. B. Probability of cattle and buffalo incursions into the buffer area according to the relative proportion of lion locations in the buffer.

## DISCUSSION

We conducted a comprehensive study combining movement data from cattle, buffalo and lion at the interface, between a protected area and adjacent communal lands, with foot and mouth epidemiological survey in the cattle population. We investigated the potential

infective contacts between cattle and the wild reservoir, and provide new insights on the role of lion presence on cattle-buffalo interactions.

### Protected areas: an infectious land?

In spite of cattle incursions into the protected area, FMD serological incidence observed in the

study cattle population was unexpectedly low compared to similar interfaces areas. For example, the disease incidence is twice lower than in areas at the periphery of the Kruger National Park, South Africa (Miguel et al. 2012, submitted). Our results further showed a pronounced seasonal dynamics in FMD incidence with a peak in the rainy season coinciding with the period when cattle entered most frequently the buffer of the Forestry protection land rather than when most cattle-buffalo contacts occurred. Contacts between cattle and buffalo occurred mainly in the vicinity of water pans during the hot dry season when surface-water availability was a strong constraint on herbivore movements. Such contacts were however rare, and the level of cattle-buffalo potential infective contacts was low compared to other similar interfaces (e.g. 3 times lower than in the Kruger National Park interface (Miguel et al. 2012, submitted)). Overall, buffalo appeared to avoid human settlements, which decreased considerably the probability of interaction between cattle and buffalo. The spatial avoidance between the two sympatric and competitive species (particularly during the dry season (Odadi 2011)), is likely to be facilitated in the study system by the scattered distribution of surface water in the landscape and by the human perturbations associated with cattle herders.

The time lag between cattle-buffalo contacts and the incidence of FMD disease in the cattle population could be explained by a scenario whereby (i) the frequency of direct contacts with the reservoir population is not large enough, in the hot dry season, to lead to a consequential virus introduction and diffusion in the domestic cattle population, and (ii) the temporal window considered in our study (15 days) under-estimates the survival of the FMD virus in the environment.

Overall, our results strongly suggest a substantial environmental virus transmission in savanna ecosystem. Under such scenario, the frequent cattle incursions during the rainy season in areas where a reservoir population lives could explain the increase in the FMD incidence in cattle population. However, our study did not take into account the possible role played by other wild herbivore populations in the epidemiology of FMD, such as impala (*Aepyceros melampus*), greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*), and warthog (*Phacochoerus africanus*) which could play a role as secondary amplifiers of the FMD outbreaks (Thomson et al. 2003). These three species are present in the study interface, but their densities are generally assumed to be low in the buffer area.

We detected antibodies signal in the studied cattle population but with no apparent symptom of the disease. The virus in such endemic system with frequent exchanges between wild/domestic hosts seems to be less virulent (Gandon et al. 2001). In such system, domestic species could have acquired resistance to wild pathogens and finally acquired biological metabolism comparable to wild species (Diamond 2002). The apparently silent circulation of the virus at the interface of mixed wild/domestic grazing lands could be a threat to the disease surveillance and control strategies success. It is of concern and calls for a greater understanding of this silent circulation as FMD lies at the heart of debates at different governance levels (international, regional, local) with different objectives and substantial economic impacts (Thompson et al. 2002, Thomson et al. 2004); in particular given (1) the development of Transfrontier Conservation Areas (Osofsky et al. 2008) in southern Africa associated with wild animal movements across frontiers and



expansion of mixed lands between protected and communal, (2) the agreement between the International Organization of Epizooties and the World Trade Organization to provide guidelines on the regulation of international market of infected animals or animal products (Thomson 2008), and (3) the wish expressed by Food and Agriculture Organization to eradicate the disease at the world scale.

### *Protected areas: a dangerous land?*

In this study, we tested the hypothesis that predators could modulate the likelihood of encounters between livestock and wild herbivores and ultimately influence pathogen transmission between them. Buffalo is the main prey for lion in the Hwange ecosystem (Davidson et al. 2012). We first showed that buffalo-lion interactions were more frequent during the hot dry season (with the majority occurring in the vicinity of water pans), while cattle-lion interactions were more frequent during the rainy and cold dry season. These results are suggestive of a potential prey shift from buffalo in the hot dry season to cattle in other seasons for lions living on the edge of protected areas. Livestock have predictable movements and are easier to catch than wild herbivores (particularly buffalo, which is a dangerous species to hunt for lions). Furthermore livestock incursions into wild lands could modify the natural equilibrium of predator-prey relationships. Prey shifts have been documented in systems where resources show temporal variations (e.g. (Owen-Smith 2008) for a shift from wildebeest to buffalo in dry years, (Valeix et al. 2012) for a seasonal shift to livestock when migratory wild prey are absent). This is supported by the fact that lion are more often outside protected areas during rainy and

cold dry seasons. Furthermore, field records from the Hwange Lion Project and veterinary services confirm the seasonal pattern of livestock depredation by lions and other top predators in this area with 154 attacks on cattle mostly recorded in these periods (unpublished data).

Our results further suggest that cattle incursion in the buffer is negatively influenced by the presence of lions in this sector. This may be explained by the human perspective of the Ecology of Fear (the mirror of the Landscape of Fear applied to carnivores in Valeix et al. 2012) whereby cattle herders avoid to send their cattle in the buffer when lions are known to be in the vicinity. Because the presence of lions in the buffer is positively correlated with the presence of buffalo, our study suggests that the presence of lions may indirectly decrease the likelihood of encounters between cattle and buffalo and could contribute to the low level of FMD incidence in the study system. Hence, by regulating the incursions of humans and domestic herbivores into protected areas, the presence of top predators in an ecosystem could decrease the risk of infection in the domestic compartment, supporting theories whereby a well-diversified food-web decreases the risk of disease (Chapin et al. 2000, Ostfeld and Holt 2004).

### *Lessons and limits from combining livestock movement data with the risks of infection and predation*

Our results showed that cattle entered the buffer of the protected area almost exclusively during the rainy season in the Hwange system. This clear-cut pattern is insightful at two levels. First, it is interesting to note that the rainy season coincides not only with the season when

resources (grazing and water) are the most abundant but also to the ploughing and the crop harvesting period in communal areas. During this period, most human resources are involved in the fields and cattle-herders are less available to take care of their herds which may enter protected areas (Murwira 2012). Further, people and livestock are in competition for lands and resources, and cattle are actively prevented from entering fields to avoid crop destruction during this period. This competition decreases after harvest with the help of crop residues in fields during the early dry season.

Second, we could have expected protected areas to be attractive in terms of resource availability (vegetation and surface-water) and hence cattle-owners to be motivated to drive their animals inside the protected areas particularly in the dry season when drinking water is scarce and

grass is rare or trampled in communal lands in the vicinity of homesteads (Prins 1996, Zengeya F. 2011). However, the buffer was not used by cattle during the dry seasons. This result strongly suggests an avoidance of protected areas which may be due to the risks of infection or predation, and reinforces the idea of a 'Souvenir of Fear' in people living at the edge of protected areas. To our knowledge, the non-lethal effects of fear have rarely been estimated from the human perspective and could provide insightful information regarding herding practices in the interfaces between protected areas and communal lands.

In conclusion, our study supports the idea that in subsistence farming systems adjacent to wild lands inhabited by large carnivores, people



© Stéphanie Périquet



generally avoid sending their livestock inside protected areas, which are risky areas, but when agricultural constraints are too strong they then modify their breeding activity and push livestock to the riskier protected areas to secure their basic alimentary income, i.e. crops. Our study therefore suggests that the human behaviour underlying cattle movements is not governed solely by the need to access resources: socio-economical constraints and risk perception appear to be important drivers of herding practices. However social interviews are missing to fully understand the trade-offs faced by people and how they integrate the different risks in their herding strategies. We argue that a better integration of sociologists with ecologists and medical scientists has to be achieved to better understand the new complex ecosystems in this changing world (Daszak et al. 2012).

## ACKNOWLEDGEMENTS

Cirad, Cnrs and lion project teams. The research platform in partnership RP-PCP, The project was conducted within the framework of the Research Platform "Production and Conservation in Partnership" (RP-PCP) and co-funded by Cirad, the French Ministry of Foreign Affairs (Harare, SCAC funds 2009-2012) and the French ANR (FEAR project ANR-08-BLAN-0022). Veterinary services and national parks representatives in Hwange area and Harare. Mr Nelukuba, Mr Bitu, Mr Ndlovu (chef and headmens of the area) and all the cattle owners involved in the project. Butete B, Mandina C, Kameva L. for their assistance in the field. Nic Elliot, Jane Hunt and Brent Stapelkamp for lion data collection. Caron A, Roger F, Monicat F, Cornelis D, Tran A, for their fruitful collaboration in Cirad.

## REFERENCES

- Alexander, K. A. and J. W. McNutt. 2010. Human behavior influences infectious disease emergence at the human-animal interface. *Frontiers in Ecology and Environment* 8:522-526.
- Benhamou, S. and D. Cornelis. 2010. Incorporating movements behaviors and barriers to improve Kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353-1360.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J. S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24:127-135.
- Bongaarts, J. and S. Sinding. 2011. Population Policy in Transition in the Developing World. *Science* 333:574-576.
- Brocchi, E., I. E. Bergmann, A. Dekker, D. J. Paton, D. J. Sammin, M. Greiner, S. Grazioli, F. De Simone, H. Yadin, B. Haas, N. Bulut, V. Malirat, E. Neitzert, N. Goris, S. Parida, K. Sorensen, and K. De Clercq. 2006. Comparative evaluation of six ELISAs for the detection of antibodies to the non-structural proteins of foot-and-mouth disease virus. *Vaccine* 24:6966-6979.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, Verlag, New York, USA.
- Chamaille-Jammes, S., M. Valeix, M. Bourgarel, F. Murindagomo, and H. Fritz. 2009. Seasonal density estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Jour-*

*nal of Ecology* 47:804-808.

Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, and S. Diaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.

Cumming, G. S. and D. Cornelis. 2012. Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. *Diversity and Distributions* Article first published online: 19 APR 2012.

Daszak, P., A. A. Cunningham, and A. D. Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife-Threats to biodiversity and human health. *Science* 287:443-449.

Daszak, P., R. K. Plowright, J. H. Epstein, J. Pulliam, S. Abdul Rahman, H. E. Field, A. Jamaluddin, S. H. Sharifah, C. S. Smith, K. J. Olival, S. Luby, H. K., A. D. Hyatt, A. A. Cunningham, and HERG. 2006. The emergence of Nipah and Hendra virus: pathogen dynamics across a wildlife-livestock-human continuum. Pages 186-201 in S. K. Collinge and C. Ray, editors. *Disease Ecology: community structure and pathogens dynamics*. Oxford University Press, Oxford.

Daszak, P., C. Zambrana-Torrel, T. L. Bogicha, M. Fernandez, J. H. Epstein, K. A. Murray, and H. Hamiltone. 2012. Interdisciplinary approaches to understanding disease emergence: The past, present, and future drivers of Nipah virus emergence. *PNAS* August 30.

Davidson, Z., M. Valeix, F. Van Kesteren, A. J. Loveridge, J. E. Hunt, F. Murindagomo, and D. MacDonald. 2012. Seasonal diet and prey preference of the African lion in a waterhole-driven semi-arid

savanna. submitted to PLoS ONE.

de Garine-Wichatitsky, M., A. Caron, A. Gomo, C. Foggin, K. Dutlow, D. Pfukenyi, E. Lane, S. Le Bel, M. Hofmeyr, T. Hlokwé, and A. Michel. 2010. Bovine tuberculosis in Buffaloes, Southern Africa. *Emerging Infectious Diseases* 16:884-885.

de Garine-Wichatitsky, M., H. Fritz, P. Chaminuka, A. Caron, C. Guerbois, D. M. Pfukenyi, C. Matema, F. Jori, and A. Murwira. In press. Consequences of animals crossing the edges of transfrontier parks. Pages 137-162 in J. A. Andersson, M. de Garine-Wichatitsky, D. H. M. Cumming, V. Dzingirai, and K. E. Giller, editors. *Transfrontier Conservation Areas. People Living on the Edge*. Earthscan, New York and London.

Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418:700-707.

du Toit, J. T. 2011. Coexisting with Cattle. *Science* 333:1710-1711.

Edeline, E., T. Ben Ari, L. A. Vollestad, I. J. Winfield, J. M. Fletcher, J. Ben James, and N. C. Stenseth. 2008. Antagonistic selection from predators and pathogens alters food-web structure. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:19792-19796.

Ferguson, K. and J. Hanks. 2010. Fencing Impacts: A review of the environmental, social and economic impacts of game and veterinary fencing in Africa with particular reference to the Great Limpopo and Kavango-Zambezi transfrontier Conservation Areas. University of Pretoria - Mammal Research Institute, Pretoria.

Fortin, M., S. Bedard, J. DeBlois, and S. Meunier.

2008. Predicting individual tree mortality in northern hardwood stands under uneven-aged management in southern Quebec, Canada. *Annals of Forest Science* 65.
- Gandon, S., V. A. A. Jansen, and M. van Baalen. 2001. Host life history and the evolution of parasite virulence. *Evolution* 55:1056-1062.
- Hahn, B. H., G. M. Shaw, K. M. De Cock, and P. M. Sharp. 2000. AIDS - AIDS as a zoonosis: Scientific and public health implications. *Science* 287:607-614.
- Haydon, D. T., M. E. J. Woolhouse, and R. P. Kit- ching. 1997. An analysis of foot-and-mouth-di- sease epidemics in the UK. *Ima Journal of Mathe- matics Applied in Medicine and Biology* 14:1-9.
- Herrero, M., P. K. Thornton, A. M. Notenbaert, S. Wood, S. Msangi, H. A. Freeman, D. Bossio, J. Dixon, M. Peters, J. van de Steeg, J. Lynam, P. P. Rao, S. Macmillan, B. Gerard, J. McDermott, C. Sere, and M. Rosegrant. 2010. Smart Investments in Sustainable Food Production: Revisiting Mixed Crop-Livestock Systems. *Science* 327:822-825.
- Hoare, R. E. 1999. Determinants of human- elephant conflict in a land-use mosaic. *Journal of Applied Ecology* 36:689-700.
- Inskip, C. and A. Zimmermann. 2009. Review Hu- man-felid conflict: a review of patterns and prio- rities worldwide. *Oryx* 43:18-34.
- Jones, K. E., N. G. Patel, M. A. Levy, A. Storeygard, D. Balk, J. L. Gittleman, and P. Daszak. 2008. Glo- bal trends in emerging infectious diseases. *Natu- re* 451:990-994.
- Kolowski, J. M. and K. E. Holekamp. 2006. Spatial, temporal, and physical characteristics of lives- tock depredations by large carnivores along a Kenyan reserve border. *Biological Conservation* 128:529-541.
- Lefèvre, P. C., J. Blancou, R. Chermette, and G. Ui- lenberg. 2010. General considerations Viral disea- ses. *Infectious and parasitic diseases of livestock*. Edition TEC & DOC, Lavoisier, Paris.
- Lindsey, P. A., S. S. Romanach, K. Tambling, K. Chartier, and R. Groom. 2011. Ecological and fi- nancial impacts of illegal bushmeat trade in Zim- babwe. *Oryx* 45:96-111.
- Loveridge, A. J., A. W. Searle, F. Murindagomo, and D. W. Macdonald. 2007. The impact of sport- hunting on the population dynamics of an Afri- can lion population in a protected area. *Biologi- cal Conservation* 134:548-558.
- Macdonald, D. W. and M. K. Laurenson. 2006. In- fectious disease: Inextricable linkages between human and ecosystem health. *Biological Conser- vation* 131:143-150.
- Miguel, E., V. Grosbois, A. Caron, T. Boulinier, H. Fritz, D. Cornélis, C. Foggin, P. Makaya, P. Tshaba- lala, and M. de Garine-Wichatitsky. 2012. Contact rates with buffalo explain foot-and mouth disea- se dynamics in cattle at the periphery of Trans- frontier Conservation Areas in southern Africa. Submitted to *Ecosphere*.
- Mishra, C., S. E. Van Wieren, P. Ketner, I. M. A. Hei- tkonig, and H. H. T. Prins. 2004. Competition bet- ween domestic livestock and wild bharal Pseu- dois nayaur in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Applied Ecology* 41:344-354.
- Moonen, P., E. van der Linde, G. Chenard, and A. Dekker. 2004. Comparable sensitivity and speci- ficity in three commercially available ELISAs to differentiate between cattle infected with or va- ccinated against foot-and-mouth disease virus. *Veterinary Microbiology* 99:93-101.
- Moore, S. M., E. T. Borer, and P. R. Hosseini. 2010. Predators indirectly control vector-borne disea- se: linking predator-prey and host-pathogen models. *Journal of The Royal Society Interface* 7:161-176.
- Murwira, A. 2012. Resource gradients and mo- vements across the edge of transfrontier parks. *Living on the edge*.
- Odadi, W. O. 2011. African Wild Ungulates Com- pete with or Facilitate Cattle Depending on Sea- son. *Science* 334:594-594.
- OIE. 2009. Foot-and-mouth disease. Technical di- sease cards october.
- Osofsky, S. A., H. M. Cumming, and M. D. Kock. 2008. Transboundary Management of Natural Resources and the Importance of a "One Health" Approach. In E. Fearn, editor. *State of the Wild: A global Portrait of Wildlife, Wildlands, and Oceans*. Island Press.
- Ostfeld, R. S. and R. D. Holt. 2004. Are predators good for your health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reser- voirs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:13-20.
- Owen-Smith, N. 2008. Changing vulnerability to predation related to season and sex in an African ungulate assemblage. *Oikos* 117:602-610.
- Packer, C., D. Ikanda, B. Kissui, and H. Kushnir. 2005. Lion attacks on humans in Tanzania - Un- derstanding the timing and distribution of attacks on rural communities will help to prevent them. *Nature* 436:927-928.
- Prins, H. H. T. 1996. *Ecology and Behaviour of the African Buffalo*. London: Chapman & Hall.
- Rogers, C. M. L. 1993. A woody vegetation survey of Hwange National Park. Report, Department of National Parks and Wildlife Management. Harare, Zimbabwe. .
- Roy, M. and R. D. Holt. 2008. Effects of predation on host-pathogen dynamics in SIR models. *Theo- retical Population Biology* 73:319-331.
- Thompson, D., P. Muriel, D. Russell, P. Osbor- ne, A. Bromley, M. Rowland, S. Creigh-Tyte, and C. Brown. 2002. Economic costs of the foot and mouth disease outbreak in the United Kingdom in 2001. *Revue Scientifique Et Technique De L Office International Des Epizooties* 21:675-687.
- Thomson, G. R. 2008. Commodity-based trade: New opportunity for economic activity in the GLTFCA. AHEAD - GLTFC Working Group, Ingwen- yama.
- Thomson, G. R., E. N. Tambi, S. K. Hargreaves, T. J. Leyland, A. P. Catley, G. G. M. van't Klooster, and M. L. Penrith. 2004. International trade in li- vestock and livestock products: the need for a commodity-based approach. *Veterinary Record* 155:429-433.
- Thomson, G. R., W. Vosloo, and A. D. Bastos. 2003. Foot and mouth disease in wildlife. *Virus Re- search* 91:145-161.

Treves, A. and K. U. Karanth. 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* 17:1491-1499.

Valeix, M., H. Fritz, A. J. Loveridge, Z. Davidson, J. E. Hunt, F. Murindagomo, and D. W. Macdonald. 2009. Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1483-1494.

Valeix, M., G. Hemson, A. J. Loveridge, G. Mills, and D. W. Macdonald. 2012. Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. *Journal of Applied Ecology* 49:73-81.

Wittemyer, G., P. Elsen, W. T. Bean, A. C. O. Burton, and J. S. Brashares. 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. *Science* 321:123-126.

Woodroffe, R., S. J. Thirgood, and A. Rabinowitz. 2005. *People and wildlife: conflict or co-existence?*, Cambridge, UK.

Zengeya F. 2011. An IKONOS-based comparison of methods to estimate cattle home ranges in a semi-arid landscape of southern Africa *International Journal of Remote Sensing* iFirst, 2011, 1–22.



## ANNEXE 4

---

COEXISTING WITH WILDLIFE IN TRANSFRONTIER  
CONSERVATION AREAS IN ZIMBABWE : CATTLE OWNER’S  
AWARENESS OF DISEASE RISKS AND PERCEPTIONS OF THE  
ROLE PLAYED BY WILDLIFE

*(Accepted in Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases)*

M. de Garine-Wichatitsky<sup>1,2\*</sup>, E. Miguel<sup>1,2,3</sup>, B. Mukamuri<sup>4</sup>, E. Garine-  
Wichatitsky<sup>5</sup>, J. Wencelius<sup>5</sup>, D. M. Pfukenyi<sup>6</sup>, A. Caron<sup>1,2,7</sup>

*1 Cirad/RP-PCP, Harare, Zimbabwe*

*2 Cirad, UR AGIRs, Montpellier, France*

*3 CNRS, Université Lyon I, Lyon, France*

*4 Centre for Applied Social Sciences, University of Zimbabwe, Harare, Zimbabwe*

*5 Université de Nanterre, Nanterre, France*

*6 Veterinary Faculty, University of Zimbabwe, Harare, Zimbabwe*

*7 Mammal Research Institute, University of Pretoria, Pretoria, South Africa*

ABSTRACT

Diseases transmitted between wildlife and livestock may have significant impacts on local farmers’ health, livestock health and productivity, overall national economies, and conservation initiatives, such as Transfrontier Conservation Areas in Southern Africa. However, little is known on local farmers’ awareness of the potential risks, and how they perceive the role played by wildlife in the epidemiology of these diseases.

We investigated the knowledge base regarding livestock diseases of local cattle owners living at the periphery of conservation areas within the Great Limpopo TFCA and the Kavango-Zambezi TFCA in Zimbabwe, using free-listing and semi-structured questionnaires during dipping sessions. The results suggest that information related to cattle diseases circulates widely between cattle farmers, including between different socio-cultural groups, using English and vernacular languages. Most respondents had an accurate perception of the epidemiology of diseases affecting their livestock, and their perception of the potential role played by wildlife species was usually in agreement with current state of veterinary knowledge.

However, we found significant variations in the cultural importance of livestock diseases between sites, and owners’ perceptions were not directly related with the local abundance of wildlife. As the establishment of TFCAs will potentially increase the risk of Transboundary Animal Diseases, we recommend an increased participation of communities at a local level in the prioritization of livestock diseases control and surveillance, including zoonoses.

**Key words:** veterinary epidemiology, perception, wildlife/livestock interface, disease ecology, TFCA

## INTRODUCTION

**Domestic and wild animals are coming into ever-more intimate contact in many interface areas throughout the world, leading to human-wildlife conflict. Hence finding solutions to improve co-existence of wildlife with cattle emerges as a key issue for the development of rural communities and for biodiversity conservation [1]. Among various types of human-wildlife conflicts [2], disease transmission is one of the major negative consequences suffered by people, and their livestock, living at human/wildlife/livestock interfaces [3], and many low-income countries cannot respond adequately to emerging zoonotic diseases that affect humans as well as animals [4].**

Diseases associated with wildlife may negatively affect local farmers in several ways. First, the health status of livestock owners and their families may be directly affected, as a number of zoonotic pathogens have been isolated from wild species [5]. Indeed, wildlife has been confirmed as a source of major emerging diseases such as Highly Pathogenic H5N1 or SARS that have resulted in pandemics during the last decades [6, 7]. Human populations living at the periphery of conservation areas in tropical regions, which are considered as “hotspot areas” for potential future emergence [8], are thus particularly at risk of being infected by emerging pathogens. Second, wildlife-related diseases may cause direct mortality or reduce productivity of livestock and they are also indirectly responsible for reduced marketing opportunities. Current international rules, as compiled by the OIE in Terrestrial Animal Health Code [9], regulate the trade of animals and animal products between state members of the World Trade Organisation, in order to prevent

the spread of Transboundary Animal Diseases (TADs) between countries. Wildlife species have been demonstrated to act as reservoirs of several important TADs, such as the African buffalo acting as a natural reservoir of foot and mouth disease [10, 11]. As a consequence, livestock living adjacent to areas where these wild hosts roam cannot be freely moved and marketed outside their area of origin, unless the countries have implemented specific approaches (e.g. commodity-based approaches and HACCP; see [9]) or if they have reached bilateral agreements with non WTO members. Third, livestock is of considerable socio-cultural importance for many agro-pastoral communities living at the periphery of conservation areas, and wildlife-borne diseases may therefore threaten their livelihoods.

In the context of the developments of Transfrontier Conservation Areas (TFCAs), involving most countries in Southern Africa, disease transmission at the wildlife-livestock interface has been identified as a major challenge [3, 12]. TFCAs have been promoted throughout the region as a way to reconcile conservation and development objectives, simultaneously contributing to global biodiversity conservation, regional peace and the sustainable socio-economic development of African communities, through increased cross-border collaboration and ecotourism. However, the expected increase of movements of people and animals across the boundaries of “re-connected” conservation areas presents new challenges for both public and animal health [13]. With the growing recognition of the critical role of animal health in tropical regions, mitigation of disease transmission at the human/wildlife/livestock interface has thus become a major development and conservation

issue [12, 14].

Cattle-owners play a critical role in the implementation of veterinary disease control programmes. However, although TADs do have negative impacts at local as well as national levels in developing countries, priorities and strategies for disease control are always dictated at national and international levels, with little attention paid to the views and opinions expressed at grass-root level by cattle keepers. To that extent, community-based animal health delivery services have been promoted for the past two decades in Africa [15], in an attempt to better address priorities of local cattle owners. Participatory epidemiology has also been developed as a way to improve the involvement of animal keepers in animal disease control programmes and policies, including prioritization of diseases [16].

The success of veterinary disease control measures largely depends on the knowledge base of cattle owners with regard to diseases [17], and farmers are demanding a greater involvement in the effective management of wildlife-associated diseases that do affect them and their livestock [18]. However, little is known on local farmers’ awareness of the potential risks, and how they perceive the role played by wildlife in the epidemiology of these diseases. The knowledge bases and the perceptions of wildlife-associated diseases by southern African livestock keepers living at the periphery of conservation are likely to be heterogeneous for several reasons. First, the mechanisms involved in the epidemiology of infectious diseases are very complex [19], especially when they involve wild host reservoirs, and there are several diseases for which the role of wildlife is still open to question among wildlife epidemiologists

[20]. Second, people living at the periphery of conservation areas in southern Africa are often of different ethnic origins [21], and they settled in these areas for variable periods of time, often after being displaced from their area of origin following events that may not be directly related to the existence of the conservation area [22, 23]. As the cultural background of people influences their representations of illness and diseases [24], it is likely that cattle-keepers living at wildlife-livestock interfaces in southern Africa have different cultural views about the importance and epidemiology of livestock diseases. It is also possible that the knowledge related to wildlife depends on the time of residence in a given ecological context, and thus recent migrants may have different perceptions of the role played by wildlife in the epidemiology of livestock diseases. Alternatively, livestock diseases might be a topic for which there is a general consensus, as a result of intense intercultural exchanges promoted by shared veterinary facilities (such as dip-tanks) and gatherings of livestock keepers and their cattle at cattle markets.

The current study investigates the knowledge of local cattle owners with regard to diseases affecting their livestock and how they perceive





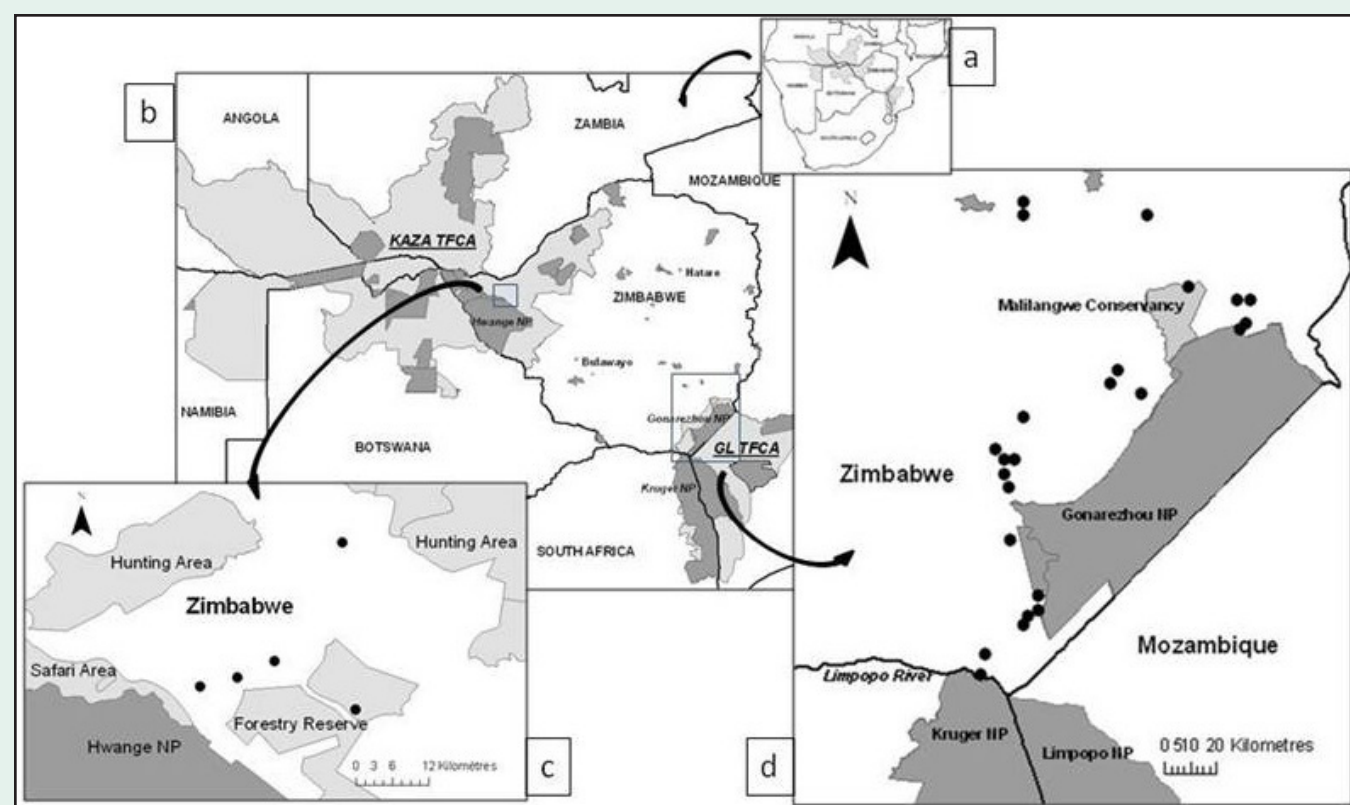
the role played by wildlife species in the epidemiology of these diseases in contexts of high or low abundances of wildlife in Zimbabwe.

## MATERIALS AND METHODS

### Study area

All questionnaires were implemented in communal lands adjacent to conservation areas in Zimbabwe (**Figure 1**). Two areas were investigated: 1) The South East Lowveld (SEL) of Zimbabwe is a semi-arid ecosystem with less than 600mm of rainfall per year on average. Part of the SEL is included in the Great Limpopo TFCA (GLTFCA), encompassing national parks, private conservancies and communal lands

in Mozambique, South Africa and Zimbabwe. The study areas were located in Zimbabwe, at the periphery of Gonarezhou National Park (GNP) and Kruger NP (KNP) in South Africa; 2) The periphery of Hwange National Park (HNP) in the Matabeleland North Province of Zimbabwe. This area is also a semi-arid area with on average 1000mm rainfall per year. HNP and its periphery are included in the newly created (2011) Kavango-Zambezi (KAZA) TFCA, between Angola, Botswana, Namibia, Zambia and Zimbabwe. GNP, HNP and some areas of KNP are characterised by soft boundaries (i.e. no physical barrier separating the protected area from the adjacent communal land). Veterinary fences erected along some sections of these national parks for foot and mouth disease control used to prevent contacts between buffalo and cattle.



**Figure 1:** Location of survey sites in Southern Africa (a) and Zimbabwe (b). Dip-tanks (black dots) visited in the KAZA-TFCA (c) and the GL-TFCA (d).

However, due to a lack of maintenance following the economic downturn in Zimbabwe since the early 2000s, these fences have been extensively damaged by wildlife and humans' challenges and they are currently permeable to animal movements both ways.

Dip-tanks were selected in the periphery of GNP and HNP in a buffer of up to 35kms around protected areas boundaries (i.e. national parks, safari areas, hunting areas, conservancies and forestry commission lands, adjacent to national park). In Zimbabwe, animal health regulations compel cattle owners in communal lands to dip their cattle weekly during the rainy season and fortnightly during the dry season for control of ticks and tick-borne diseases. Considering that over 90% of cattle owners dip their cattle (DVS Reports), dipping attendance was believed not to be a significant source of selection bias for the farmers. Hence, due to easy access to cattle owners during the dipping sessions, dip tanks were selected as the study sites for interviews with cattle owners. The selected areas (**Figure 1**) included a total of 24 dip-tanks located in the SEL (Chanyenga, Chigweziwa, Chikhovo, Chikombedzi, Chishinya, Chitsa, Chizvirizvi, Chomupani, Davata, Faversham, Gurungweni, Makambi, Malipati, Maose, Matihwa, Muhlekweni, Nyabongwe, Nyangambe, Pahlela, Pesvi, Pfumare, Piri, Rupangwana, Tsovani) and 5 dip-tanks in the Hwange area (Kamativi, Chezhou, Sialwindi, Mabale and Lupote).

Interviews at various wildlife/livestock interfaces Questionnaires were administered by previously trained staff of governmental veterinary services (n=22) to randomly selected volunteer participants during dipping sessions. The survey was conducted between February 2008 and December 2009 in the SEL, and in March 2010 in

the Hwange area. The interviews were carried out individually, each cattle keeper being interviewed by the veterinary technician attached to his dip-tank, a familiar person often residing within the community.

The interviews were organised in four sections: **(1)** general information regarding the informant socio-economic status: main (and secondary) occupation, household composition, socio-cultural background (ethno-linguistic group, time of residence in the area), species and numbers of livestock owned; **(2)** "free-listing" of names of livestock diseases known by the informant [25]: this was done through a preamble which explained the procedure ("give all the names of livestock diseases that you know as they come") and clearly indicated that names could be given in any language (including local vernacular names), the informant was then invited to list all the names of livestock diseases known to him, the enumerator being in charge of the transcription of the names given orally (to avoid possible bias against illiterate respondents) each name being numbered following the order of mention by the informant (1 for 1st, 2 for 2nd ...); **(3)** main disease characteristics according to the informant: for each name of disease listed, the informant was invited to detail what he/she believed were the main clinical signs and characteristic features of the disease (e.g. seasonal trends, age class of animals affected, ...); **(4)** role of wildlife according to the informant: for each name of disease listed, the informant was invited to indicate if wildlife was associated with the disease (Yes/No/Don't know), and if "Yes" list the main wildlife species involved and how they are involved in the epidemiology of the disease in livestock.

The translation of the disease names given

into English/scientific names was based on several types of information and depended on the situation: i) when the name was given by the informant in English (e.g. Table S1 “brucellosis”), we kept it as it was regardless of the clinical signs or aetiology described by the informant (e.g. even if ‘late abortion’ or other typical clinical signs was not mentioned by the informant mentioning “brucellosis”); ii) when the disease name was given in vernacular language (e.g. “Chamapundu” mentioned by 32 Shona informants; see **Table S1**) and several informants and/or the local staff of the veterinary services gave the corresponding English/Scientific name, we used the later name (e.g. “Lumpy Skin disease” corresponds to “Chamapundu”); iii) when a disease name was given in vernacular language by several informants (e.g. see **Table 1** “Chimbwa mupengo”) and when all the clinical signs given indicated clearly a disease known to occur in the study area (e.g. “salivation”, “aggressive behaviour”, “madness of the dog”, “restless” or “dog barking”, “involvement of jackal”... indicating rabies, which is endemic in the study areas), we retained the English/scientific name of putative disease; iv) when the disease name given in English or in vernacular language and the clinical signs given only allowed the correspondence with a disease syndrome (e.g. “Kuhudha” in Shona meaning “diarrhoea”), we allocated the disease to one of the following disease syndromes (Not Identified Diseases = NID: NID Abcess, NID Abortion, NID Cutaneous, NID Diarrhoea, NID Digestive, NID Internal parasites, NID Limping, NID Ocular, NID Ocular, NID Paralysis, NID Salivation, NID Sudden death, NID Tick borne diseases); v) when the disease name given was not specific (e.g. “Umkhuhlane” meaning “Disease” in Ndebele, see **Table S1**), or when it was mentioned by few informants or when the

name was not readable, we allocated this name to the group “Not Identified Disease”.

Group discussions were also carried out with four dip-tank committees (Malipati, Pfumare, Pesvi, Pahlela) several months after the completion of the survey. The discussions were aimed at presenting preliminary results on disease’s relative cultural importance, list priority diseases for interventions according to the owners and check agreement/disagreement with saliency as calculated using the free-list responses, and discussing perceptions on the role of wildlife in the epidemiology of the diseases.

### Data analysis

The purpose of free-list analysis is twofold: i) establishing a list of all known diseases in a given community and ii) discriminating the most culturally salient diseases from the less important ones. Cognitive psychologists and anthropologists have shown that the lists generated through free-listing are not randomly ordered: the frequency with which items are cited across lists and their order of mention within lists indicate their relative importance [26]. Comparing items’ cultural saliency is made easier through the use of composite indexes combining both frequency and order of mention. We calculated the Sutrop index [27] defined as  $S_a = F/NmP_a$ , with  $S_a$  = Item **a**’s Sutrop Index (Saliency), **N** = Number of respondents, **F** = Items **a**’s frequency of mention across lists, and **mPa** = average citation rank. The length of individual lists also reveals the degree of informants’ familiarity to the domain under investigation.

The disease names were given by the informants in vernacular languages (Nambya, Ndebele, Shangani, Shona; no distinction was made between the Shona dialects, Karanga, Korekore,

Manyika, Ndau and Zezuru) and in English. The original lists of vernacular names and the corresponding list of English/Scientific names (putative diseases or syndromes deduced by veterinarian++s from the clinical signs and aetiology as described by the informant; see above) were analysed separately [28]. The latter list was generated from the first one in which all vernacular names identified as the same diagnosis disease were aggregated. We have then ranked each diagnosis disease accordingly to its frequency of mention (e.g., high ranks indicate high occurrence across lists).

We built a composite variable indicating the relative abundance of wildlife at each site, using three sources of information: 1) Perception of veterinary livestock technicians based in the area; 2) The shortest distance between the GPS position of the area and the closest protected area with known presence of wildlife; 3) Expert knowledge by key informants (wildlife managers or researchers). The final “Composite wildlife abundance” variable was categorised as 0 (no wildlife/livestock contact), 1 (rare wildlife/livestock contacts due to low wildlife densities or to the presence of well maintained ungulate proof fences) and 2 (medium to high density of wildlife and absence of barrier preventing contacts).

Each respondent was allocated to one of the major ethno-linguistic groups (“Ethnic origin”: Nambya, Ndebele, Shangani, Shona or Tonga) according to the language he used for the list of disease names and the information given on his mother language. A synthetic variable with 4 classes indicating the “history in the area” of the informants was created, including information on time of residence in the area and place of birth of parents and grand-parents. In summary,

the following socio-economic data of the informant was collected: local resident (parents and grandparents borne in the area), old migrant (parents borne in the area), middle range migrant (parents not borne in the area, but informant resides for > 20 years in the area), recent migrant (immigration < 20 years).

Non-parametric analysis of variance (Kruskal-Wallis test) was used to compare the number of diseases listed by informants in relation to the “Composite wildlife abundance”, “ethnic origin” and “history in the area” variables. Chi-square tests were used to compare proportions of answers (e.g. “Is this disease related to wildlife?”) or proportions of answers in agreement with available veterinary knowledge for different values of “Composite wildlife abundance”, “history in the area” and “ethnic origin”. All statistical analyses were performed using R software [29].

## RESULTS

A total of 254 individual questionnaires were administered between February 2008 and December 2009 in the SEL (n=218), and in March 2010 in the Hwange area (n=36). All respondents were directly involved in livestock keeping (7 did not answer that question), with the majority of them mentioning farming as their only professional activity (n=132) or some involvement with agriculture extension services (n=94), while less than 10% indicated that they had another significant activity (n=21). Using the “Free-listing” task, a total of 1059 different names of livestock diseases were collated from the 254 respondents. 49.6 % of the respondents acknowledged Shangani as their mother language but only 2.8% of the disease names were given in Shangani, whereas 20.1% named Shona as their mother



language, and 21.6% of the disease names were given in this language. Ndebele speaking people represented 9.4% of the farmers interviewed, and 2.4% of diseases names were given in this language, whereas 72.4% of the disease names were given in English. The remaining minority languages mentioned by the respondents as their mother tongue represented less than 6% of the sample (Nambya, 5.9%; Tonga, 1.9%; other minorities 2.0; no response, 11.4%), and no disease name was given in these languages (except for 1 name in Nambya). The full list of names given in English and in vernacular languages is given as supplementary material (**Table S1**), along with the most frequently associated putative disease (or syndrome), as identified by veterinarians based on the symptoms described by the respondents and the knowledge of livestock diseases prevailing in the areas (e.g. [3, 14, 30]; see also reference to unpublished results **Table 4**).

The most frequently cited vernacular name for a given disease/syndrome was usually the same for the majority of respondents, regardless of their ethno-linguistic group (Table 1). “Foot and mouth” disease for instance, was the most frequently and early mentioned term by cattle owners of all ethnic groups systematically attaining the highest score for the sutrop index (Table 1) with the majority of Ndebele (65%), Shona (52%), Shangani (63%) and other minority

groups (55%) using the English name. However, there was also evidence that shared intercultural semantic domain regarding cattle diseases involved the use of other vernacular languages. For instance, a Shona name referring to foot and mouth disease (‘Chamahwanda’) was mentioned by 17% of the Shona respondents, and also by 8% of the Shangani and 3 % of the Ndebele (Table 1). Similarly, the English word ‘Lumpy skin’ (also spelled ‘Lumpskin’) was the most frequently mentioned for lumpy skin disease (LSD), used by 27-37% of Ndebele/Shona/Shangani/ Other language (**Table 1**); but a Shona word (‘Chamapundu’) referring to the same disease was used by 19% of Shona respondents, 11% of Shangani and 6% of Ndebele (**Table 1**), and the Shangani spelling (‘Chamabhunzu’) was also used by 3% of the Shangani respondents (n<5, result not shown in **Table 1**). As a last example, the Ndebele term ‘Isikwekwe’, which seems to refer to dermatophilosis according to the symptoms described by the cattle keepers interviewed, was mentioned by 19% of the Ndebele and 18% of the other minorities (mostly Nambya in this case), whereas the English word ‘Dermatophilosis’ was only used once, and no other name was used to refer to this disease, which is apparently mostly encountered in the western part of Zimbabwe [31].

The number of diseases listed by the respondents ranged 1-9, with only 8.3% of the respondents

Vernacular Name	Disease/Syndrome	All respondents (n=254)			Ndebele (n=31)		Shona (n=69)		Shangani (n=135)		Other minorities (n=11)	
		Freq.	%	Sutrop Index	%	Sutrop Index	%	Sutrop Index	%	Sutrop Index	%	Sutrop Index
Foot_and_Mouth	Foot_and_mouth	153	60.24%	0.246	64.52%	0.403	52.17%	0.241	62.96%	0.352	54.55%	0.364
Blackleg	Blackleg	84	33.07%	0.179	38.71%	0.129	30.43%	0.145	31.85%	0.144	27.27%	0.117
Heartwater	Heartwater	76	29.92%	0.080	48.39%	0.191	28.99%	0.109	27.41%	0.083		
Lumpy_Skin	Lumpy_Skin	67	26.38%	0.068	25.81%	0.129	20.29%	0.079	27.41%	0.098	36.36%	0.182
Anthrax	Anthrax	50	19.69%	0.156	9.68%	0.029	18.84%	0.044	19.26%	0.059	27.27%	0.102
Redwater	Babesiosis	39	15.35%	0.094	6.45%	0.022	21.74%	0.054	13.33%	0.035	18.18%	0.061
Chamapundu	Lumpy_Skin	30	11.81%	0.033	6.45%	0.022	18.84%	0.049	11.11%	0.039		
Chamahwanda	Foot_and_mouth	25	9.84%	0.045	3.23%	0.011	17.39%	0.075	8.15%	0.031		
Gall_sickness	Anaplasmosis	24	9.45%	0.094	22.58%	0.066	7.25%	0.015	7.41%	0.021		
Chipfau	Blackleg	23	9.06%	0.055			17.39%	0.087	8.15%	0.033		
Lumpskin	Lumpy_Skin	22	8.66%	0.024	9.68%	0.058	7.25%	0.030	9.63%	0.037		
Rabies	Rabies	22	8.66%	0.012	6.45%	0.011	8.70%	0.013	9.63%	0.020		
Chebandauko	NID_Limping	18	7.09%	0.018			13.04%	0.059	5.93%	0.025		
Foot_Rot	Foot_Rot	17	6.69%	0.017	6.45%	0.009	7.25%	0.018	6.67%	0.018		
Chimbwa_mupengo	Rabies	15	5.91%	0.011	3.23%	0.011	4.35%	0.016	8.15%	0.018		
Mastitis	Mastitis	15	5.91%	0.013	3.23%	0.004	2.90%	0.010	8.15%	0.020		
Kusvodza	Brucellosis	13	5.12%	0.021	3.23%	0.004	8.70%	0.020	4.44%	0.010		
Nyongo	Anaplasmosis	12	4.72%	0.047	9.68%	0.026	2.90%	0.014	4.44%	0.013	9.09%	0.091
Chimee	Heartwater	11	4.33%	0.012	3.23%	0.032	4.35%	0.007	5.19%	0.013		
Quarter_evil	Blackleg	9	3.54%	0.025			2.90%	0.006	4.44%	0.033	9.09%	0.011
Isikwekwe	Dermatophilosis	8	3.15%	0.023	19.35%	0.073					18.18%	0.121
Newcastle	Newcastle	8	3.15%	0.006	6.45%	0.016	1.45%	0.003	2.96%	0.005		
Tungundu	Anthrax	8	3.15%	0.028	3.23%	0.004	5.80%	0.017	2.22%	0.007		
Chigwadara	Anthrax	7	2.76%	0.024	3.23%	0.016	1.45%	0.005	3.70%	0.013		
Chikwekwe	Ticks	7	2.76%	0.005	3.23%	0.016	2.90%	0.007	2.22%	0.007	9.09%	0.045
Ophthalmia	Contagious_Ophthalmia	7	2.76%	0.012	3.23%	0.005			2.22%	0.007	9.09%	0.013
Contagious_abortion	Brucellosis	6	2.36%	0.008					3.70%	0.009		
Scours	Scours	6	2.36%	0.004	3.23%	0.005			2.22%	0.008		

**Table 1:** Names of livestock diseases most frequently mentioned by cattle keepers (n=254) in Zimbabwe. Only names mentioned by more than 5 respondents are shown in this table. Frequency (Freq.), percentage of respondents mentioning the name (%) and value of Sutrop Index (see text and [27]) for each ethno-linguistic group considered.

Disease	Freq. (%)	DTG#1	DTG#2	DTG#3	DTG#4	DTG#5	DTG#6	DTG#7	DTG#8	DTG#9	DTG#10	DTG#11	DTG#12
Foot and mouth	0.78	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
Lumpy Skin	0.50	2	2	3	2	3	2	3	4	2	5	2	3
Blackleg	0.49	1	3	4	3	1	3	2	5	4	2	3	4
Heartwater	0.35	4	2	5	5	6	4	4	4	3	5	4	4
Anthrax	0.29	2	4	7	4	5	5	3	7	6	5	5	3
Babesiosis	0.24	6	9	11	4	4	7	3	9	7	6	6	1
NID Limping	0.16		6	11	6	9	7			11	3		2
Anaplasmosis	0.15	7	7	11	10		5		6	5	3	5	
Rabies	0.15	3	5	5	8	7				9	6		
Brucellosis	0.10	7	7	9	7	8				7	6		4
NID Neurological	0.08		8	8	10		6	5					3
Foot Rot	0.08	4	8	11	9		7	5	9	12	6		4
Mastitis	0.07	7				4	7			11	4	4	
NID Ocular	0.06	7			10	6	7		9	11	6		
Ticks	0.04	7	9	10	10	10			6		6		
NID Digestive	0.04	5	9	10		8							4
NID Diarrhoea	0.04	7	9	12		7			9	12	5		
NID Cutaneous	0.04			10	10	9			8	10			
Newcastle	0.04	7	9			10	7	5		10			
NID Respiratory and death	0.03		9		9		7						4
NID Paralysis	0.03	7	8			8	7		8	12			
NID Salivation	0.03		9	11	10	9	7						
Dermatophilosis	0.03								3				
Theileriosis	0.01					10	7			12		6	

**Table 2:** Ranking of livestock diseases/syndromes by cattle owners (n=254) in Zimbabwe Transfrontier Conservation areas. Most frequently cited diseases/syndromes (overall % of citations) and mean rank (based of frequency of citation) calculated for 12 groups of dip-tanks (DT#1=Chanienga, DT#2=Chikhovo/Makambe, DT#3=Chomupani/ Gurungweni/Pfumare, DT#4=Faversham/Nyabongwe/Nyangambe, DT#5=Chizvirizvi, DT#6=Davata/Maose, DT#7Piri/Tsovani; DT#8=Chezhou/ Mabale/Sialwindi; DT#9= Malipati/Muhlekwani, DT#10=Pahlela, DT#11=Pesvi; DT#12=Chikombedzi/Chigweziwa)



listing more than 7 names. The length of the lists did not differ significantly between ethnic groups of farmers (n = 246, X<sup>2</sup>= 1.5, df = 3, p = 0.681). However, the length of the lists differed significantly according to: 1) the “Composite wildlife abundance” variable (n = 254, X<sup>2</sup>= 34.7, df = 2, p < 0.001) with longer lists given in areas where wildlife abundance (“Composite wildlife abundance” variable) was lower; 2) the “history in the area” of interviewees (n = 235, X<sup>2</sup> = 9.5, df = 3, p = 0.024), with medium and recent migrant giving on average longer lists than old migrant and local farmers.

The relative importance of diseases and syndromes identified from the list of names given by the cattle owners interviewed varied between localities. The most frequently cited diseases across all interviewees are listed in **Table**

**2.** Within the 12 different groups of dip-tanks, defined according to their geographic proximity and the local relative abundance of wildlife (see definition of ‘Composite wildlife abundance’), we have ranked each diagnosis disease by their frequency of mention (the highest ranked disease is the most often cited within a dip-tank group). Foot and mouth disease was the exception, as it was consistently the most often mentioned disease, often 1st or 2nd, by cattle owners from all dip-tank groups. But the ranking of the disease listed after FMD was variable between groups of dip-tanks. There was some consensus regarding LSD, Blackleg and Heartwater, usually ranked 2nd, 3rd and 4th, respectively, although some discrepancies were apparent between groups of dip-tanks (e.g. Blackleg ranking [1-5]). For most other diseases, however, large variations in ranking were apparent between dip-tank groups,

with some disease ranks ranging enormously: e.g. [2-7] for Anthrax, [4-12] for Foot rot and [1-11] for Babesiosis. Some diseases were only mentioned from a few dip-tank groups, such as Theileriosis (mentioned in 4 DT) or Dermatophilosis, which was only mentioned at the group of DT located at the periphery of Hwange, with a high frequency of mention (24,4%) ranking 3rd.

Out of 55 diseases and syndromes identified, 29.1% are known to be related to wildlife, 29.1% are not known to be related to wildlife and for 41.8% of them (including the 20 syndromes) no available knowledge exists on the role of wildlife (**Table 3**). Interviewees cited diseases or syndromes known to be related to wildlife in 61.9% of cases, diseases or syndromes not known to be related to wildlife in 18.1% of citations and diseases or syndromes with a lack of knowledge in 20.0% of cases.

Overall, 36.6% of the respondents perceived that wildlife was involved in the transmission of diseases listed, but 24.8% said that wildlife did not play any role (38.5% did not know or did not respond to the question). These proportions were not significantly different for each value of the “Composite wildlife abundance” variable (n = 1059, X<sup>2</sup> = 6.9, df = 4, p = 0.139). The proportion of farmers’ perceptions in agreement with available veterinary knowledge about the role of wildlife in the epidemiology of livestock diseases listed did not differ according to “history in the area” (n = 974, X<sup>2</sup> = 0.8, df = 4, p = 0.933) and “Composite wildlife abundance” in the area (n = 974, X<sup>2</sup> = 1.2, df = 2, p = 0.538). However when considering the most cited disease (**Table 4**), different patterns were observed: 1) Farmers in strong agreement with current epidemiological knowledge (e.g. foot and mouth disease, rabies);

2) Farmers unaware of the role of wildlife in the epidemiology of the disease (e.g. brucellosis, Newcastle disease); 3) As current knowledge about the role of wildlife in the epidemiology of the disease is not clear (i.e. the disease has been directly or indirectly identified in wildlife species but the transmission between wildlife and domestic species has not yet been proven), farmers’ answers is close to random selection (between 3 options, “Yes”, “No” and “Don’t know”) (e.g. tick-borne diseases, such as heartwater, babesiosis, anaplasmosis, or anthrax).

DISCUSSION

The knowledge base related to livestock diseases of cattle keepers living in TFCAs in Zimbabwe was relatively homogenous between respondents from various localities. As for many semantic domains related to the environment or to technical issues, few ‘specialists’ held most of the knowledge (longer lists of disease names given) at each dip-tank surveyed, although this was not very apparent as the maximum number of disease names given was relatively small. These ‘specialists’ may have been people associated in some ways with the veterinary or agricultural extension services (dip-tank attendant, member of the dip-tank committee, Agritex staff), with a relatively high level of education which allowed them to name diseases in English. Although the questionnaire procedure adopted was meant to emphasize the fact that names given in any vernacular languages could be included in the list, our results may have been biased towards English and Shona languages. The enumerators trained to administer the questionnaire were all veterinary and livestock technicians attached to the Animal Health Centre servicing the dip-tanks surveyed and, although most of them had lived

Disease/Syndrome	Disease Citation	Don't know	No	Yes	Species citation	Main wildlife sp. cited	Second most cited wildlife species
Foot and mouth	190	18%	4%	77%	171	Buffalo (82%)	Wildebeest (6%)
Lumpy Skin	127	52%	26%	22%	35	Buffalo (54%)	Wildebeest (17%)
Blackleg	122	39%	29%	32%	50	Buffalo (62%)	Wildebeest (14%)
Heartwater	89	39%	37%	24%	26	Buffalo (62%)	Wildebeest (11.5%)
Anthrax	67	46%	22%	31%	34	Buffalo (47%)	Wildebeest (15%)
Babesiosis	43	33%	47%	21%	10	Buffalo (80%)	Eland, Elephant (10%)
Anaplasmosis	42	38%	33%	29%	14	Buffalo (57%)	Elephant (14%)
NID	42	48%	24%	29%	14	Buffalo (64%)	Greater kudu, Wildebeest (14%)
Rabies	38	8%	0%	92%	41	Jackal (78%)	Wild dog (12%)
NID Limping	28	46%	32%	21%	6	Buffalo (67%)	Eland, Elephant (17%)
Brucellosis	23	39%	48%	13%	4	Buffalo (50%)	Greater kudu (25%), All wild animals (25%)
Foot Rot	19	42%	37%	21%	4	Buffalo (75%)	All antelopes (25%)
Mastitis	17	53%	35%	12%	5	Buffalo (40%)	Eland, Greater Kudu Sable (20%)
NID Ocular	16	44%	44%	13%	3	Buffalo (67%)	Elephant (33%)
NID Neurological	15	40%	53%	7%	0	NA	NA
NID Cutaneous	14	50%	29%	21%	4	Bushpig (50%)	Wildebeest (50%)
NID Diarrohea	14	57%	29%	14%	2	Buffalo (100%)	NA
Ticks	13	46%	0%	54%	9	Wildebeest (33%)	Bushpig (22%)
Dermatophilosis	10	40%	20%	40%	4	Buffalo (50%)	Bushpig, Wildebeest (25%)
NID Digestive	10	50%	30%	20%	1	Buffalo (100%)	NA
NID Paralysis	10	40%	0%	60%	7	Buffalo (71%)	Impala, Warthog (14%)
Newcastle	8	63%	25%	13%	1	Buffalo (100%)	NA
Contagious Ophthalmia	7	14%	57%	29%	2	Buffalo (100%)	NA
NID Salivation	7	57%	43%	0%	0	NA	NA
Theileriosis	7	57%	0%	43%	5	Buffalo (60%)	Wildebeest, Elephant (25%)

**Table 3:** Most frequently cited (n>=7) livestock diseases by cattle owners in Zimbabwe (n=1050 citations). Perceived involvement of wildlife: “Don’t know”, “No” and “Yes” refers to farmers’ replies to the question “Is this disease related to wildlife?” (NA=Not available). “Species citation” refers to the number of time a wildlife species has been cited as playing a role in the epidemiology of the disease, and names of often most cited wildlife species (percentage of “wildlife citation”).

within the communities for months or years, the majority of them were Shona people originating from other parts of the country. Despite this possible language bias, we found evidence of extensive intercultural exchanges of information related to livestock diseases between cattle keepers. Most of the disease names were given in English, which might be related to the fact that veterinary and agricultural extension officers in Zimbabwe are trained in English; but many names were also given in Shona, Ndebele or Shangani by livestock keepers from different socio-cultural groups. In fact, belonging to a given ethno-linguistic group, or being a migrant vs. local farmer, did not seem to influence the knowledge base or the relative importance of livestock diseases by cattle keepers living in TFCA in Zimbabwe, which does not seem to indicate the importance of a “cultural epidemiology” [24] in this case.

We found however great variations in the local perception of priority diseases among cattle keepers attached to different dip-tanks, as indicated by the variations in diseases saliency. Foot and mouth disease was an exception, as it was systematically cited by cattle owners on top of the list at all dip-tanks. This can be explained by the important and constant actions carried out by the veterinary services of Zimbabwe during the past decades in an attempt to control FMD at the periphery of conservation areas in order to export beef from FMD-free areas of the country to the lucrative European Union market (e.g. [32]). The high and consistent ranking of this disease probably does not reflect the importance of its direct impact, as FMD has minor direct impacts and seldom results in mortality of infected cattle compared to other diseases. But it shows the importance of the indirect consequences

of the control measures put in place, which have direct consequences on cattle owners, including compulsory vaccination, restriction of the movements of cattle outside the area and the erection of FMD-fences to prevent contact of cattle with buffalos. Apart from FMD, the perceptions of livestock diseases priority varied greatly between dip-tanks. This result has some important consequences for the strategies of disease control. In some cases, the priority given to a disease may be justified by explicit reasons, such as the buffalo-derived theileriosis that was most frequently mentioned by cattle keepers living close to conservation areas with permeable fences, or dermatophilosis that was only mentioned by farmers living in KAZA-TFCA, as the disease has apparently not spread to the GLTFCA area in Zimbabwe. In other situations, the consensual priority diseases or syndromes that have emerged at dip-tank level among cattle keepers might not be explicitly justified or might not correspond to the priorities of the national veterinary services or wildlife managers. These priorities should be assessed at local (dip-tank) level and taken into account when designing and implementing livestock disease control operations, and participatory epidemiology may provide the appropriate methods to ensure the involvement of local communities in the prioritization exercise [16].

Perceptions of livestock keepers on the epidemiological role of wildlife in livestock diseases usually corresponded to the “state of the art” in veterinary wildlife epidemiology. For some diseases such as foot and mouth disease and rabies, the involvement of wild reservoirs (African buffalo *Syncerus caffer* and wild carnivores respectively) in the epidemiology of the disease was usually well known and explained

to the enumerators. Buffalo was mentioned as the main wildlife reservoir for almost all the cattle diseases or syndromes listed and, although this statement does not always agree with current scientific evidence, veterinarians have often come to the same conclusions after investigating the epidemiological role of buffalo, “the usual suspect” [33]. Other wildlife species, such as elephant *Loxodonta africana*, Cape eland *Taurotragus oryx*, civet cat *Civettictis civetta*, and ground hornbill *Bucorvus leadbeteri* may have been mentioned in relation to their symbolic and cultural values, as their putative role as wildlife reservoirs of cattle disease is not backed by current scientific evidence. However, local knowledge may provide very interesting explanations or research hypothesis about the epidemiology or clinical signs of some diseases that are still poorly studied by conventional veterinary studies in the complex situation of wild/domestic interactions. For example, tick-borne diseases, such as Heartwater and Anaplasmosis, were often mentioned by farmers, but they indicated in equal proportions that wildlife was/was not/didn't know in the epidemiology of these diseases. This reflects a current knowledge gap, because although the pathogens responsible for these disease have been isolated from wild ungulates [34, 35], there is still an uncertainty regarding the potential role of wildlife species as a reservoir of these vector-borne diseases for livestock. Another example is the epidemiology of bovine brucellosis mentioned most farmers interviewed in Chiredzi district, who indicated in majority that they did not think that wildlife was involved in the spread of brucellosis to cattle. Indeed, a recent survey in the area [30] indicated that wildlife was apparently free of the infection, as opposed to buffalo populations in neighbouring Kruger national park in South

Africa [36].

Discrepancies between local farmers and veterinary experts opinions regarding the epidemiological role of wildlife were often associated with diseases for which there is only incomplete scientific knowledge ([20]; e.g. lumpy skin disease), or for which the role played by wildlife has been only recently confirmed (e.g. brucellosis), or with diseases which have complex mechanisms of disease transmission that do not necessarily involve wildlife (e.g. ticks and tick-borne diseases). During a survey on cattle owner's awareness of BTB in Zambia, Munyeme et al [37] found that the level of awareness of the disease among farmers was higher in areas where the prevalence was high. Similarly, we expected that knowledge of the epidemiological role of wildlife in cattle disease would be higher in areas with higher occurrence of wildlife, but this was not the case. The fact that there was no significant variation in knowledge and perception on the role of wildlife between farmers living with locally abundant wildlife/no wildlife, or between recent migrants/local farmers is noteworthy. First, this shows that information regarding livestock health, an important issue indeed for cattle keepers in the GL-TFCA and KAZA-TFCA, is circulating fast and efficiently, within and between groups of farmers associated at dip-tank level. This possibly happens through discussions at cattle markets (which gather farmers from several dip-tanks) and also possibly reflect the efficiency of the veterinary extension network which are present even in remote areas. Second, contrary to other types of human-wildlife conflicts (e.g. predation on livestock by wild carnivores; [2]), it seems that cattle farmers living closer to conservation areas do not perceive an increased disease burden on their cattle due to the close proximity of wildlife. Concern had been raised that the attitudes of

local farmers toward TFCA initiatives could be affected by a perceived possible increase in disease spread with increased animal movements [13, 38], such as the recent emergence of bovine tuberculosis from South Africa to Zimbabwe [39]. Only one respondent cited (bovine) tuberculosis in the list of livestock diseases, and no mention was made spontaneously about an increased risk of diseases linked with the establishment of the GL-TFCA or KAZA-TFCA, although we did not specifically ask that question.

Cattle keepers living at the periphery of conservation areas in the GL-TFCA and the KAZA-TFCA in Zimbabwe generally have a good knowledge base about livestock diseases and the epidemiological role played by wildlife. However, priority diseases perceived by cattle keepers vary greatly between sites, and independently of local abundance of wildlife. There is a need to involve cattle owners in decision-making processes regarding priorities for disease control, which may be achieved by adopting participatory epidemiology methods.

### Acknowledgements

This work has been possible thanks to a trustful collaboration between research (University of Zimbabwe and Cirad) and Zimbabwe technical institutions, particularly the field services of the Governmental Veterinary Services. We would like to warmly thank GVS staff from Chiredzi and Hwange Districts for their collaboration, especially the Livestock and Veterinary Technicians who played an active role in the implementation of the questionnaire survey. This work was conducted within the framework of the Research Platform "Production and Conservation in Partnership" (RP-PCP) and the Animal and Human Health En-

vironment and Development initiative (AHEAD). The project was funded by the European Union (PARSEL project) and by the Ministère Français des Affaires Étrangères through the French Embassy in Zimbabwe (RP-PCP grant 2008 & 2009).

### Conflict of interest statement

No financial and personal relationships with other people or organizations have inappropriately influenced this work.

### Role of the funding source

Both funding source (European Commission through the PARSEL project and the Ministère Français des Affaires Étrangères through the French Embassy in Zimbabwe (RP-PCP grant 2008 & 2009) were not involved in the protocol design, analysis and interpretation of the data.

### REFERENCES

- [1] du Toit JT. Coexisting with cattle. *Science*. 2011;33:1710-1.
- [2] Lamarque F, Anderson J, Fregusson R, Lagrange M, Osei-Owusu Y, Bakker L. Human-wildlife conflict. causes, consequences and management strategies. Rome: FAO; 2009.
- [3] de Garine-Wichatitsky M, Fritz H, Chaminuka P, Caron A, Guerbois C, Pfukenyi DM, et al. Consequences of animals crossing the edges of transfrontier parks. In: Andersson JA, de Garine-Wichatitsky M, Cumming DHM, Dzingirai V, Giller KE, editors. *Transfrontier Conservation Areas People Living on the Edge*. New York and London: Earthscan; In press. p. 137-62.

- [4] Zinsstag J, Schelling E, Wyss K, Mahamat MB. Potential of cooperation between human and animal health to strengthen health systems. *Lancet*. 2005;366:2142-45.

- [5] Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD. Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science*. 2000;287:443-9.

- [6] Yang D, Dai X, Deng Y, Lu W, Jiang Z. Changes in attitudes toward wildlife and wildlife meats in Human Province, central China, before and after the severe acute respiratory syndrome outbreak. *Integrative Zoology*. 2007;1:19-25.

- [7] Weber TP, Stilianakis NI. Ecologic Immunology of Avian Influenza (H5N1) in Migratory Birds. *Emerging Infectious Diseases*. 2007;13:1139-43.

- [8] Jones KE, Patel NG, Levy MA, Storeygard A, Balk D, Gittleman JL, et al. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*. 2008;451:990-3.

- [9] OIE. Terrestrial Animal Health Code. 20th edition ed. Paris, France 2011.

- [10] Thomson GR, Vosloo W, Bastos ADR. Foot-and-mouth disease in wildlife. *Virus Research*. 2003;91:145-61.

- [11] Vosloo W, Boshoff K, Dwarka R, Bastos A. The possible role that buffalo played in the recent outbreaks of foot-and-mouth disease in South Africa. *Ann N Y Acad Sci*. 2002;969:187-90.

- [12] Osofsky SA, Cleaveland S, Karesh WB, Kock MD, Nyhus PJ, Starr L, et al. Conservation and development interventions at the wildlife/livestock interface: implications for wildlife, livestock and

human health. In: IUCN, editor. *Gland, Switzerland* 2005. p. xxxiii + 220pp.

- [13] Bengis RG. Transfrontier Conservation Area Initiatives in Sub-Saharan Africa: Some Animal Health Challenges. In: Osofsky SA, Cleaveland S, Karesh WB, Kock MD, Nyhus PJ, Starr L, et al., editors. *Conservation and development interventions at the wildlife/livestock interface: implications for wildlife, livestock and human health*. Gland, Switzerland: IUCN; 2005. p. 15-9.

- [14] Caron A, Miguel E, Gomo C, Makaya P, Pfukenyi D, Hove T, et al. Infection burden of ungulate populations living at the wildlife/livestock interface within the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area in Zimbabwe. *Transboundary and Emerging Diseases*. Re-submitted;submitted.

- [15] Grahm R, Leyland T. Complementarity between Community-Based animal Health Delivery systems and Community-Based Wildlife Management? An analysis of experiences linking animal health to conflict management in pastoralist areas of the horn of Africa. In: Osofsky SA, Cleaveland S, Karesh WB, Kock MD, Nyhus PJ, Starr L, et al., editors. *Conservation and development interventions at the wildlife/livestock interface: implications for wildlife, livestock and human health*. Gland, Switzerland: IUCN; 2005. p. 133-9.

- [16] Catley A, Alders R, Wood J. Participatory epidemiology: Approaches, methods, experiences. *The Veterinary Journal*. 2012;191:151-60.

- [17] Munyeme M, Muma JB, Munan'andu H, Kankya C, Skjerve E, Tryland M. Cattle owner's awareness of bovine tuberculosis in high and low prevalence settings of the livestock-wildlife interface areas in Zambia. *BMC veterinary research*.



2010;6:doi:10.1186/746-6148-6-21.

[18] Brook RK, McLachlan SM. Factors influencing farmers' concerns regarding bovine tuberculosis in wildlife and livestock around Riding Mountain National Park. *Journal of environmental management*. 2006;80:156-66.

[19] Bellan S, Pulliam J, Scott J, Dushoff J, Committee MO. How to Make Epidemiological Training Infectious. *PLoS Biol*. 2012;10:e1001295.

[20] Siembieda JL, Kock RA, McCracken TA, Newman SH. The role of wildlife in transboundary animal diseases. *Animal Health Research Reviews*. 2011;1-17.

[21] Mukamuri B, Chirozva C, Matema C, Matema S, Twine W, Nzuma T. Ethnic heterogeneity and its implications for natural resources management on the Edge. In: Andersson JA, de Garine-Wichatitsky M, Cumming DHM, Dzingirai V, Giller KE, editors. *Transfrontier Conservation Areas People Living on the Edge*. New York and London: Earthscan; In press. p. 89-105.

[22] Wittemyer G, Elsen P, Bean WT, Burton ACO, Brashares JS. Accelerated human population growth at protected area edges. *Science*. 2008;321.

[23] Joppa L, Loarie S, Pimm S. On population growth near protected areas. *PLoS ONE*. 2009;4:ppe4279.

[24] Weiss M. Cultural epidemiology: an introduction and overview. *Anthropology & Medicine*. 2001;8:5-29.

[25] Bernard HR. Research Methods in anthropo-

logy: qualitative and quantitative approaches. Thousand Oaks, CA: Sage publications; 1994.

[26] Borgatti SP. Elicitation techniques for Cultural Domain Analysis. In: Schensul J, LeCompte M, editors. *The Ethnographer's Toolkit*. Walnut Creek, CA: Altamira Press.; 1999. p. 1-26.

[27] Sutrop U. List Task and a Cognitive Salience Index. *Field Methods*. 2001;13:263-76.

[28] Ndebele JJ, Muchenje V, Mapiye C, Chimonyo M, Musemwa L, Ndlovu T. Cattle breeding management practices in the Gwayi smallholder farming area of South-Western Zimbabwe. *Livestock Research for Rural Development*. 2007;19.

[29] R Development Core Team. R: A language and Environment for Statistical Computing. In: *Computing RfFS*, editor. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2011.

[30] Gomo C, de Garine-Wichatitsky M, Caron A, Pfukenyi D. Survey of brucellosis at the wildlife-livestock interface on the Zimbabwean side of the Great Limpopo Transfrontier Conservation Area. *Tropical Animal Health and Production*. 2012;44:77-85.

[31] Chatikobo P, Choga T, Ncube C, Muzenda-Mutambara J. Bovine dermatophilosis, a re-emerging pandemic disease in zimbabwe *Tropical Animal Health and Production* 2009;41:1289-97.

[32] Foggin C. Zimbabwe's livestock disease control policy in relation to fencing. In: Ferguson K, Hanks J, editors. *A review of the environmental, social and economic impacts of game and veterinary fencing in Africa with particular reference to the Great Limpopo and Kavango-Zambezi Trans-*

*frontier Conservation Areas*. Pretoria: Mammal Research Institute; 2010. p. 75-82.

[33] Michel AL, Bengis RG. The African buffalo: A villain for inter-species spread of infectious diseases in southern Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*. 2012;79:5.

[34] Norval RAI, Andrew HR, Yunker CE, BurrIDGE MJ, Fivaz B, Petney T, et al. Biological processes in the epidemiology of heartwater. *Tick vector biology: medical and veterinary aspects*. 1992.

[35] Norval RAI, Fivaz, B.H. , Lawrence JA, Brown AF. Epidemiology of tick-borne diseases of cattle in zimbabwe. II. Anaplasmosis *Tropical Animal Health and Production* 1984;16:63-70.

[36] Godfroid J. Brucellosis in wildlife. *OIE Revue Scientifique et Technique*. 2002;21:277-90.

[37] Munyeme M, Muma JB, Samui KL, Skjerve E, Nambota AM, Phiri IG, et al. Prevalence of bovine tuberculosis and animal level risk factors for indigenous cattle under different grazing strategies in the livestock/wildlife interface areas of Zambia. *Trop Anim Health Prod*. 2008.

[38] Michel AL, Bengis RG, Keet DF, Hofmeyr M, de Klerk LM, Cross PC, et al. Wildlife tuberculosis in South African conservation areas: Implications and challenges. *Veterinary microbiology*. 2006;112:91-100.

[39] de Garine-Wichatitsky M, Caron A, Gomo A, Foggin C, Dutlow K, Pfukenyi D, et al. Bovine tuberculosis in Buffaloes, Southern Africa. *Emerging Infectious Diseases*. 2010;16:884-5.

[40] Chatikobo P, Choga T, Ncube C, Muzenda-

Mutambara J. Bovine dermatophilosis, A re-emerging pandemic disease in zimbabwe. *Tropical Animal Health and Production*. 2009;41:1289-97 .

[41] Pfukenyi DM, Pawandiwa D, Makaya PV, Ushewokunze-Obatolu U. A retrospective study of wildlife rabies in Zimbabwe between 1992 and 2003. *Trop Anim Health Prod*. 2009;41:565-72.

[42] Chikerema MS, Pfukenyi DM, Matope G, Bhebhe E. Temporal and spatial distribution of cattle anthrax outbreaks in Zimbabwe between 1967 and 2006. *Trop Anim Health Prod*. 2012;44:63-70.

## SUPPLEMENTARY

**Table S1** : List of vernacular names of livestock diseases given by cattle owners during the study in two TFCAs of Zimbabwe during the period 2008-2010. The table indicates the original names given in English, Nambya, Ndebele, Shangani and Shona, and the corresponding scientific/English names of disease or disease syndrome (see text for details; NID = Not Identified Disease)

[illegible]

## ANNEXE 5

---



## CHARACTERISING TICK COMMUNITIES AT A WILD-DOMESTIC INTERFACE USING REPEATED SAMPLING PROTOCOLS AND MODELS

(For submission to *OIKOS*)

Eve Miguel<sup>1</sup>, Boulinier Thierry<sup>2</sup>, Michel de Garine-Wichatitsky<sup>3</sup>, Alexandre Caron<sup>3</sup>, Hervé Fritz<sup>4</sup>, Vladimir Grosbois<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Cirad UPR AGIRs, Department Environment and Society, France Montpellier

<sup>2</sup>CNRS - CEFE UMR 5175, Montpellier, France

<sup>3</sup>Cirad Harare P.O. Box 1378, Zimbabwe

<sup>4</sup>CNRS - LBBE UMR 5558, UCB Lyon Villeurbanne, France

### ABSTRACT

**1.** Ecotones at the transition between wild areas and communal lands are sites of crucial interest to study pathogens diffusion and survey the emergence of diseases. In such interfaces, domestic and wild animals are often sharing territories. Although a temporal segregation in the use of these territories usually prevents the occurrence of direct contacts between wild and domestic animals, vector borne diseases or diseases caused by pathogens that can persist in the environment can there be transmitted between wild and domestic animals. Investigating the characteristics of vector communities in these ecotones is thus an important step in the assessment of inter-specific pathogen transmission.

**2.** The present study aimed at answering two main questions regarding tick communities: (1) does the co-occurrence of wild and domestic animal populations in the same area lead to higher tick diversity and/or density? And (2) are repeated sampling methods an efficient way to characterize tick communities when detection probabilities are low and distributions are aggregated (Elith and Leathwick 2009, McClintock et al. 2010).

**3.** To address these issues, we settled a hierarchical (multi-level) repeated tick sampling protocol and combined generalized linear mixed models with capture- recapture models to (1) to assess tick aggregations at different spatial scales, (2) to identify the factors which influence the density or the probability of detections of ticks and (3) disentangle the factors influencing density from those influencing detection probability; to finally obtain (4) robust estimations of tick densities in the different landscape compartments of our complex immature tick-wild ungulate-domestic ungulate system.

**4.** We collected data on immature tick community diversity and density in a savanna ecosystem in southern Africa in Zimbabwe. We sampled ticks, with drag method protocols, on the vegetation surrounding water pans where hosts congregate at the end of the rainy season between March and April 2011. We did the sampling in 3 contrasted landscape compartments: a national park wildlife protection area with sheltered diversified host communities (Hwange National Park), a communal area occupied by domestic hosts less diversified and with comparable abundances, and their 'interface'.

**5.** Three dominant ticks genus were detected but with different densities. According to our occupancy and density estimations, ticks belonging to the *Amblyomma* genus were the most abundant, closely followed by ticks of the *Rhipicephalus* genus while ticks belonging to the *Hyalomma* genus were less abundant. We found a clear and similar distribution pattern for the three tick genus detected: tick presence and density were much higher around water pans located in the communal landscape compartment as compared to water pans located in protected or interface compartments. At the pan scale, *Amblyomma* sp and *Rhipicephalus* sp. densities were higher close to water pans (0-50m) than further away (50-100m).

**Synthesis and applications:** Our results are compatible with the "dilution effect" which states that a highly diversified host system including hosts with heterogeneous competences regarding tick survival and reproductive success, could decrease the density of vector populations as compared to a less diversified host system only composed of hosts with homogeneous competences. From a methodological point of view, models that account for the removal of detected ticks and that allow the use of negative binomial distribution to deal with aggregation should be developed.

**Key words:** : dilution effect, host diversity, aggregation, site occupancy, capture mark recapture

## INTRODUCTION

**S**ince the end of 20th century, the detection of emerging infectious disease (EID) with high pathogenicity and pandemic potential has increased and it has been suggested that biodiversity hotspots can act as sources of novel pathogens for domestic animal and human populations (Daszak et al. 2000, McMichael 2004, Woolhouse and Gowtage-Sequeria 2005, Jones et al. 2008). Areas where domestic and wild animals co-occur, such as in the case of farming activities developed in the vicinity of conservation areas (Lloyd-Smith et al. 2009), might therefore constitute hotspots of pathogen spill-over between host species. These so-called 'wild-domestic interfaces' are expanding, notably in developing countries where competition for land imposes higher human and livestock densities in previously pristine areas (Wittemyer et al. 2008). Climate change is likely to influence health issues at these wild-domestic interfaces in arid and semi-arid areas: warmer and drier climatic conditions may increase interactions between potential hosts and thus facilitate inter-specific pathogen transmission and disease emergence. Climate change is also likely to result in shifts in the distribution host and vector species with unknown consequences on biodiversity, veterinary and public health (McMichael 2004, Lafferty 2009, Omenn 2010).

Ecotones at the transition between wild and communal lands, are areas of crucial importance to study the effect of host diversity on vector abundance (Despommier D. 2007). At such interfaces, domestic and wild animals often share habitats, which can increase the local availability of potential hosts for parasites.. Although differential temporal use of habitats by herbivore species often limit the occurrence of direct

contacts between wild and domestic animals, wild-domestic interfaces can have an important role in the transmission of vector-borne and environmentally transmitted diseases. However, limited data exist on the differential exposure of animals at such interfaces.

The effect of host diversity on disease risk is a complex topic, and theoretical and empirical studies have reached very diverse, and sometimes contradictory, conclusions (Randolph and Dobson 2012). Whether increased host diversity results in decreasing (i.e. dilution effect (Schmidt and Ostfeld 2001)) or increasing (i.e. amplification effect) disease risks depends on numerous factors such as transmission modes and the composition of host communities especially with regard to their relative competence (Dobson 2004, Keesing et al. 2006). Because little is known about the relationship between host diversity and vector abundance (Allan et al. 2003, Krasnov et al. 2006), empirical investigations of vector communities that occupy landscape gradients encompassing wild, interface and communal lands are of great value for the understanding of the mechanisms leading to disease transmission between wild and domestic animal communities, but they require specifically designed sampling (Lambin et al. 2010, Restif et al. 2012).

Sampling parasites in the environment is notoriously difficult. In particular, the empirical characterization of parasite communities can be hampered by low and heterogeneous detection probabilities (McClintock et al. 2010). Such imperfect detection implies that observed counts are biased estimations of true abundance or presence probability (Royle et al. 2005), which can be especially problematic if parasite abundance or presence is to be compared between types of

sampled areas and if the type of sampled areas is possibly influencing the probability of detecting parasite individuals. It is thus crucial to use sampling strategies and analytical approaches that minimize these biases. Field protocols and statistical methodologies that allow accounting for animal detection probabilities along with abundance variation are available (MacKenzie 2005, Mackenzie. and Royle. 2005), although still rarely used in a disease ecology framework (McClintock et al. 2010). Methods derived from capture-recapture strategies where sites or hosts are repeatedly sampled within short time periods (Bailey et al. 2004) could be especially useful. Another particularity of parasites which can have implications for the estimations of parameters of populations and communities is that their distributions in the environment are often aggregated. Aggregation at different spatial scales can be due to particularities of the considered host-parasite interactions, but also to the sampling process (Boulinier et al. 1996, Elston et al. 2001).

The present study focuses on ticks, which are vectors of numerous diseases of global importance for veterinary and public health, whose incidences are increasing worldwide (Dantas-Torres et al. 2012). The study aimed at answering two main questions: (1) Does the co-occurrence of wild and domestic animal populations in the same area lead to higher ticks species diversity and/or density? And (2) whether repeated sampling methods can be an efficient way to characterize tick communities when detection probabilities are low and distributions are aggregated (Elith and Leathwick 2009, McClintock et al. 2010).

To address these issues, we settled a hierarchical

(multi-level) repeated tick sampling protocol and combined generalized linear mixed models with capture- recapture models to (1) to assess tick aggregations at different spatial scales, (2) to identify the factors which influence the density or the probability of detections of ticks and (3) disentangle the factors influencing density from those influencing detection probability; to finally obtain (4) robust estimations of tick densities in the different landscape compartments of our complex immature tick-wild ungulate-domestic ungulate system.

In order to do so, we collected data on immature tick community diversity and density in a savanna ecosystem in southern Africa, where water is a key resource for all vertebrate populations (Valeix 2011), which are potential hosts for ticks.. We sampled ticks on the vegetation surrounding water pans where hosts congregate. We did the sampling in 3 contrasted landscape compartments: a national park wildlife protection area, a communal area occupied by domestic hosts, and their 'interface'.





MATERIALS AND METHODS

Study areas

The study was carried out in Zimbabwe, in Hwange national park (35K 484826mE; 794130S) and adjacent communal land. Three series of sampling sites were set: inside the park (i.e. Main Camp area); at the interface between communal lands and the park in Chezhou and Mabale and on communal lands located far from the national park (30-40 km), in Tinde (Fig.1). The interface area is characterized by a mixture of land uses and a large diversity of ungulates (domestic and wild)

that are potential tick hosts. The mean altitude in the whole area is 1100m and the rainfall is slightly below 600mm per year. The vegetation is the woodland-bushland semi-arid savanna dominated by Colophospermum mopane, Combretum spp, Acacia spp. and Baikiaea (Rogers 1993). Surface water is scattered over the landscape inside and outside the national park in the form of water pans. The seasonal climatic pattern is characterized by a rainy season from mid-November to March followed by a cold dry season between April and July and a hot dry season from August to mid-November (worldclimate.com and personal observations).

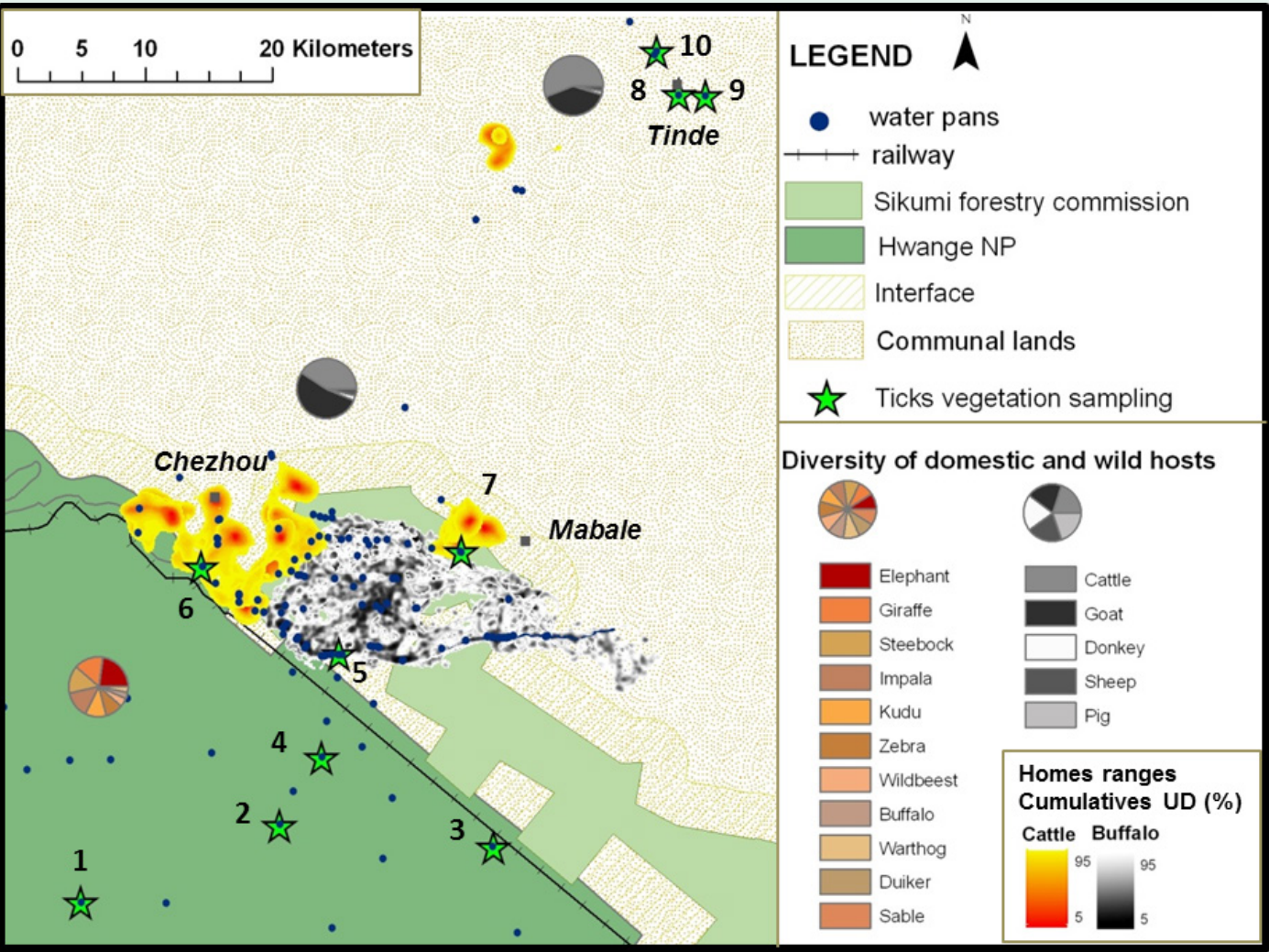


Figure 1: Ticks sampling strategy according to spatial compartments (national park, interface or communal lands without wildlife interactions) and to wild/domestic hosts (distribution, diversity and density)

Human activities in the communal areas outside the national park essentially consist in subsistence farming with small-scale livestock production. Small herds are bred extensively with on average 12 heads of cattle and small ruminants (goats and a few sheep) per herder (veterinary services, Cross Dete 2011). Cattle are regularly treated with an acaricide ('Amitraz'), 4 times from January to march, 2 times from April to September, one time in October and 3 times for December. Treatment sessions are organized by the veterinary services at 'diptanks' where cattle are immersed in dipping pools (situated at Chezhou, Mabale and Tinde; Fig 1).

Wildlife abundance and diversity inside Hwange National Park (close to the interface studied) are relatively high with a density of 1.87 Elephant/km<sup>2</sup>, 1.31 Giraffe/km<sup>2</sup>, 1.26 Steenbok/km<sup>2</sup>, 1.19 Impala/km<sup>2</sup>, 0.92 Kudu/km<sup>2</sup>, 0.8 Zebra/km<sup>2</sup>, 0.39 Wildebeest/km<sup>2</sup>, 0.29 Buffalo/km<sup>2</sup>, 0.26 Warthog/km<sup>2</sup>, 0.05 Duiker/km<sup>2</sup> and 0.04 Sable/km<sup>2</sup> at the beginning of the dry season (confidence intervals are detailed in (Chamaille-Jammes et al. 2009). Livestock diversity and abundance were estimated using official data collected by veterinary services for animals referenced in diptank (Animal Health Centers Cross Dete and

Tinde, 2011). The cattle density estimate was 9.1 for the interface area and 11.8 /km<sup>2</sup> for the communal lands; 11.7 and 8.39/km<sup>2</sup> for goats respectively; 0.57 and 0.41/km<sup>2</sup> for donkeys; 0.82 and 0.60/km<sup>2</sup> for sheep and 0.03/km<sup>2</sup> and 0.02/km<sup>2</sup> for pigs. The density estimations have to be considered carefully due to the difficulty of determining the size of the area used by domestic ungulate populations in our study sites. However we could reasonably assume that ungulate diversity (with 12 dominant species) inside the national park and its close periphery (with a mix of wild and domestic ungulates) is higher comparatively to communal lands (with 5 dominant species). On the other hand ungulates abundance estimations are slightly higher on the domestic side.

Tick communities in southern Africa

Eight ticks species from 3 different genus are commonly detected in austral Africa, Rhipicephalus sp.; Hyalomma sp. and Amblyomma sp. Several pathogens causing diseases in livestock can be transmitted by theses ticks species a (e.g. corridor disease due to Theileria parva or bovine babesiosis due to Babesia bigemina) (table 1). Wild and domestic

Genus	Ticks species	Stage	Hosts	Season	Habitat	Cattle Diseases	Stage	Hosts	Season
Rhipicephalus sp.	Rhipicephalus simus, Rhipicephalus zambeziensis; Rhipicephalus evertsi evertsi; Rhipicephalus appendiculatus; Rhipicephalus (Boophilus) microplus; Rhipicephalus (Boophilus) decoloratus	Adult stage	DOMESTIC : Cattle ++, Goat, Sheep WILD : Buffalo, Kudu, Wild ungulates, Zebra	Dec - March	Grassland; Cattle pasture	Ex : Corridor disease, bovine theilerioses, redwater (bovine babesiosis)		DOMESTIC : Cattle ++, Sheep +++ WILD : Wild ungulates	April - Aug and May - June
Hyalomma sp.	Hyalomma marginatum rufipes ; Hyalomma truncatum	Adult stage	DOMESTIC : Cattle, Goat, Sheep WILD : Wild ungulates	Wet season	Drier areas	Ex : bovine anaplasmosis, skin diseases	Immature stage	DOMESTIC & WILD : rodents, small mammals	Dry season
Amblyomma sp.	Amblyomma variagatum; Amblyomma hebraeum	Adult stage	DOMESTIC : Cattle, Goat, Sheep WILD : Buffalo, Giraffe, Large Herbivores	Wet: Oct- Feb	Bush	Ex : Cowdria ruminantium (heartwater); bovine theileriosis		DOMESTIC & WILD : ruminants (Cattle / Buffalo), Giraffe, Small ungulates, Guinea fowls	March-May

Table 1 : Summary of ticks species ecology in southern Africa for adult stage



ungulates can be hosts for the adult and immature stages of the 3 tick genus (**table 1**). These tick species are mainly found on grassland or shrubland habitats and most of the species are tolerant to dry conditions. According to the host and habitat ranges that are suitable for the 3 ticks genus, we expected to detect them in the 3 contrasted landscape compartments (national park (NP), Interface and communal lands (CL)). However, their abundance could vary among these compartments.

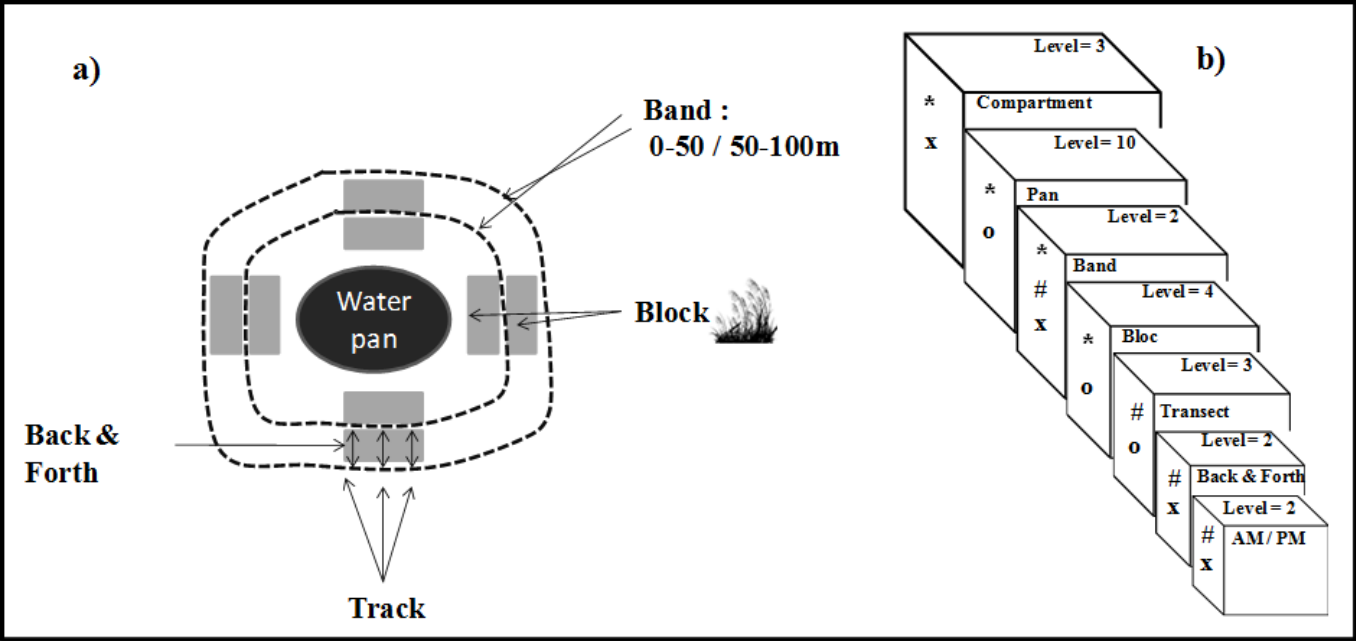
Wild-domestic land use

In a former study, we used Global Positioning System (GPS) collars to monitor the movements and contacts between two selected species of interest for disease transmission: cattle (*Bos taurus*, *Bos indicus*) and African buffalo (*Syncerus caffer*) in Hwange national park and its interface (Miguel et al 2012 submitted). In that study we used the telemetry data of 11 GPS collars in cattle from independent herds living at the edge of the protected areas and 3 GPS collars on the buffalo herd of 250 heads in contact with cattle. These data were used (1) to illustrate the major habitat selected by tracked ungulates, (2) to select sites for undertaking ticks sampling. All the telemetry protocol are detailed in (Miguel et al. 2012 submitted). Annual home ranges were computed (up to the 0.95 isopleth) for each collared individual using the movement-based kernel density estimation method (Benhamou and Cornelis 2010, Cumming and Cornelis 2012). Analyses were performed with R software (version 2.10.1, R Development Core Team 2009). Geographic coordinates were projected using the rgdal package. Home ranges were computed using adehabitat HR and raster packages. Maps were designed using ArcGis (version 9.3.1; ESRI Inc., Redlands, California).

Tick sampling and identification

Data on tick abundance in the vegetation was obtained using the “Drag sampling” method (Talleklint-Eisen and Lane 2000), which consists in the dragging of a cloth in the vegetation along transects of known length and counting the number of ticks that attached on the cloth. For maximizing the probability of detecting ticks the sampling was undertaken on the vegetation around water pans where hosts frequently congregate at high concentrations in savanna ecosystem (Valeix et al. 2007a, Zengeya F. 2011) (Fig.1). Tick larvae have been shown to be more abundant in this habitat (De Garine-Wichatitsky et al. 1999).

The vegetation ticks sampling was conducted between March and April 2011. 4 pans were sampled inside the national park, 3 at the interface and 3 in communal lands (Table 2 and Fig. 1). Following recommendations of Royle and MacKenzie (Mackenzie. and Royle. 2005, Royle et al. 2005), we adopted a large ratio of number of sampling replicates to number of pans (Fig. 2). Within each pan, 8 blocks were repeatedly sampled. Four of these blocks were located at each cardinal direction relatively to the water body (North / South / East / West of the water body) in the band at 50-100 meters from the water and the four others in the band at 0-50 meters from the water. Each block was thus 50m wide. The flag was dragged in each block along three distinct tracks, back and forth. Furthermore, each track was sampled in the morning and in the afternoon. To sum up, in each of the 10 pans we sampled 8 blocks, varying in terms of distance to water and cardinal orientation relatively to the water body, four times (back and



**Figure 2** (a) Ticks samplings strategies by pan (b) The nested levels which could underlie the density of ticks or the detection. Factor included on density estimations ‘\*’ or the detection ‘#’ in the site occupancy models. Factors included as random effect ‘o’ and fixed effects ‘x’ in generalized mixed models to depict aggregation level

Compartments	Water pans names	N°	Host relative abundance
National park	Guvalala	1	Wildlife +++
	Nyamandhlovu	2	Wildlife +++
	Makwa	3	Wildlife +++
	Bala-bala	4	Wildlife +++
Interface	Mataka	5	Wildlife ++
	Mabale	6	Wildlife ++/ Domestic ++
	Mabenje	7	Wildlife +/- Domestic ++
Communal lands	Tinde1	8	Domestic ++
	Tinde2	9	Domestic ++
	Tinde3	10	Domestic ++

**Table 2** Pans names and host frequentation

forth in the morning and in the afternoon) and along three distinct tracks (Figure 2.a). For each block the vegetation structure was classified in one of the following categories according to the classification proposed by Valeix (2007b) in this type of ecosystem (Valeix et al. 2007b): grassland

(G), grass-bushland (GB), grass-woodland (GW), grass-bush-woodland (GBW), bushland (B).

Ticks samples were preserved in 70% alcohol for later identification at the Tick Research Unit of the Central Veterinary laboratory in Harare

by a trained technician. Because most ticks collected were immature stages (98.5% larvae), the identification could only be performed accurately to the genus level.

### *Statistical modeling for tick abundance and presence probabilities estimations*

The tick detection data were analyzed using two statistical modeling methods in order to take into account two statistical issues: (1) to assess the spatial aggregation, the data were analyzed using a generalized linear mixed model; (2) to disentangle density variation from detection process, site occupancy models were used.

### **Variance estimations to depict the aggregation patterns**

The **figure 2 b** represents the nested sampling levels for depicting ticks in our study design. According to previous works (Boulinier et al. 1996, Elston et al. 2001), in order to thoroughly estimate presence probabilities and abundances, the magnitude of aggregation at each sampling level was important to assess. To do so, for each tick genus, a generalized linear mixed model was fitted to the detection data which consisted in the number of detected ticks for each track dragging unit. We used random effects to estimate the variance in the number of detected ticks between pans, between blocks within pans and between tracks within blocks. The random effects considered were thus pans, blocks (nested in pans) and transects (nested in blocks and pans). In addition to these random effects, we included fixed effects (1) of the compartment (national park, interface and communal lands) in which the water pan was located, (2) of the

distance of the block to the water body, (3) of the time of the day, and (4) of a binary variable reflecting whether the track was dragged forth or back.

### **Statistical models for inferring occupancy/density variation while accounting for the detection process**

Using generalized linear mixed models to infer the distribution of ticks from detection data allows identifying but not disentangling the factors that influence either the density of ticks or the probability of detecting ticks given their presence. As a consequence, such models produce estimations of the number of ticks detected rather than estimations of tick densities. To overcome this drawback we applied so-called “occupancy models” on our repeated count data. These models consider a number of sites, each being sampled repeatedly over a short time-period for detecting and/or counting a focal organism (Mackenzie and Royle. 2005). We applied this type of models to our data, considering each block as a distinct site on which the sampling protocol (i.e. flag dragging along a 50 meters long track) was replicated 12 times (3 tracks \* 2 directions \* 2 times of day). A distinct analysis was undertaken for each tick genus detected during our survey. For each genus, either of two distinct types of occupancy models was used. For tick genus detected in a low proportion of sites (i.e. blocks), the repeated count data were converted into repeated species detection data (with a binary presence/absence outcome for each sampling track) and a single season site occupancy model was used to depict and estimate occupancy and detection probabilities. For tick genus detected in a high proportion of sites, models for estimating

abundance and detection probabilities were fitted to the repeated count data.

### **Models for the estimation of occupancy and detection probabilities**

In the single season site occupancy model, the likelihood of the detection sequences in the surveyed sites is expressed in the form of a function of occupancy and detection probabilities (Mackenzie and Royle. 2005). Variation in occupancy and detection probability parameters can be accounted for through relationships with covariates. Important assumptions underlying the single season site occupancy model are (i) there is no occupancy state change occurring in any of the sites considered over the duration of the survey; (ii) the focal species is never falsely detected in a site when absent but the focal species may or may not be detected at a site when it is present, and (iii) detecting the focal species at a given site is assumed to be independent of detecting the species at all other sites. The likelihood approach to fit single season occupancy models is described in details in (Mackenzie and Royle. 2005).

### **Models for the estimation of abundance and detection probabilities**

Royle and Nichols (2003) developed a model for the estimation of abundance or density from repeated count data when individual detection probability is less than 1. On a given site  $i$  ticks are counted at  $R$  ‘occasions’. The count  $y_{ir}$  ( $i=1,2,\dots,S$ ;  $r=1,2,\dots,R$ ) can be viewed as a realization of a binomial process of parameters  $N_i$  (local abundance at site  $i$ ) and  $p_{ir}$  (individual detection probability at site  $i$  for replicate  $r$ ):  $y_{ir} \sim \text{Bin}(N_i, p_{ir})$ . The local abundance,  $N_i$ , at a given site  $i$ , is constant

over replicated samples, which implies that local density is constant over the survey period and is assumed to be a realization of a Poisson process of parameter  $\lambda_i$ :  $N_i \sim \text{Poisson}(\lambda_i)$ . Variation in  $p_{ir}$  and  $\lambda_i$  according to covariates can be specified through logit- and log-linear relationships, respectively. Royle et al (Royle et al. 2005) describes in details the integrated likelihood approach that yields parameter estimates for these models. The assumptions underlying the model are (i) there is no abundance/density change in any of the sites considered over the duration of the survey; (ii) the focal species is never falsely detected; (iii) detecting the focal species at a site is assumed to be independent of detecting the species at all other sites; and (iv) the individuals are randomly distributed within sites.

### **Covariates underlying variation in density, occupancy probability and detection probabilities.**

It was considered that tick density or occupancy probability could vary according to compartments (National Park (NP), Interface, Communal Land (CL)), water pans, distance to the water body (0-50m or 50-100m), and vegetation type associated in the block.

The covariates taken into account for modeling variation in detection probability were time of the day (morning-AM or afternoon PM), cardinal direction, direction of the track dragging (forth or back) and vegetation type in the block.

For each tick genus detected during the study, abundance or occupancy models described above were fitted using the software PRESENCE (Hines 2006). For each given tick genus, alternative models including distinct sets of explanatory covariates were compared using



the Akaike Information Criterion (Burnham and Anderson 2002)

Note that given the covariate considered, the lowest level at which abundance (equivalently) density or occupancy could vary was the block and the lowest level at which detection probability could vary was the track sampling replicate.

Hosts diversity

The Shannon index is often used in ecology to quantify diversity in an area (Logiudice et al. 2008, Lyashevskaya and Farnsworth 2012). This index takes into account the species diversity as

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log(p_i)$$

well as their relative abundance.  
Where H' is the Shannon index; i one specie in the study area and pi the proportion of that species relative to the total species number (or species richness) in the area.  
pi= ni/N where ni is the sum of individuals for a species i and N the sum of individual for all the species. We computed the hosts Shannon index for the area around each pan according to the host frequentation patterns.

RESULTS

Ticks taxa identified

713 ticks were identified from different sampling areas. Species identified at the larvae stages were *Amblyomma sp.*, *Hyalomma sp.*, *Rhipicephalus*

*sp.* and *R. evertsi evertsi* and represented 703 individuals. 10 adults were detected and identified as *Rhipicephalus.pravus*, *R.sanguineus*, *R. Zambeziensis* in communal lands. As species determination could not be done for all sampled ticks, the tick detection data were pooled by genus: *Amblyomma sp.*, *Rhipicephalus sp.* and *Hyalomma sp.* However it could be noted that 6 distinct taxa were identified in the communal compartment as compared to 4 in the interface and protected compartments. More precisely, for *Rhipicephalus sp.*, 234 ticks were sampled in communal lands, 4 at the interface and 14 in national park; for *Amblyomma sp.*, 327 ticks were sampled in communal lands, 21 at the interface and 5 in national park and for *Hyalomma sp.* 96 ticks were sampled in communal lands (among which 65 and 20 in two drag sampling replicates), 2 at the interface and 10 in national park.

Modeling

Generalized linear mixed model to depict variation in the number of ticks detected.

For the three tick genus, the largest tick count variance component was observed at the inter-transect level (Table 3). For *Hyalomma sp.*, the repeated data had a wide distribution with a majority of zero counts, and a few large counts. The inter-transect variance was accordingly extremely large for this species.  
For the three tick genus, the fixed part of the mixed model fitted to the repeated count data included the effects of landscape compartments, distance to the water body, time of day and track sampling direction. Removal of non significant effects was not undertaken but the parameter estimations and p-values reflecting the probability of the observed repeated

count data under the null hypothesis of a null parameter value were examined. None of the parameters of the *Hyalomma sp.* model differed significantly from 0. For *Rhipicephalus sp.* and *Amblyomma sp.*, the number of detected ticks was higher in the communal compartment as compared to the interface and protected compartments. Larger numbers of ticks were detected during afternoon sessions as compared to morning sessions (p = 0.10 and p < 0.0001 for *Rhipicephalus sp.* and *Amblyomma sp.*, respectively). Lower tick numbers were detected on the back track sampling replicates than on the forth sampling replicates (p < 0.001 and p < 0.0001 for *Rhipicephalus sp.* and *Amblyomma sp.*, respectively). Finally, larger numbers of ticks were detected in blocks that were close (0-50m) to the water body than in blocks that were far (50-100m) from the water body (p = 0.13 and p < 0.01) for *Rhipicephalus sp.* and *Amblyomma sp.*, respectively). At this step it can be concluded that these covariates influence either/both density or detection probability (the two processes that generate variation in count data) but it is not possible to determine which of these two parameters is influenced by each covariate.

Statistical models for inferring occupancy/ density variation while accounting for the detection process

Rhipicephalus sp and Amblyomma density and detection probability

The model selected (Table 4a and 5a) included for both *Rhipicephalus* and *Amblyomma* the effects of pans, and distance to the water body on density and the time of the day and the back and forth effects on detection probabilities. For *Rhipicephalus sp* only, the effect of vegetation type on abundance was also included in the selected model. Detection probability was lower in the morning than in the afternoon and was higher on forth sampling replicates than on back sampling replicates (Table 4b and 5b) and Fig.3). This last result confirms that the drag sampling method results in the removal of individual ticks. However, this removal process is accounted for in the model through the inclusion of the dragging direction effect on detection probability. Density varied among pans (tables 4a and 5a) with higher densities at the pans located in the communal land (60 ticks/50m² on average; tables 4b and 5b; Fig.3) compared to the other pans (11 ticks/50m² for *Amblyomma sp.* and 3 ticks/50m² for *Rhipicephalus sp.* in the interface

Species	<i>Rhipicephalus sp.</i>		<i>Amblyomma sp.</i>		<i>Hyalomma sp.</i>	
Random effects	Variance		Variance		Variance	
transects (blocs (pans))	3,49		1,45		36,67	
blocs (pans)	0,23		0,49		0,00	
Pans	0,00		0,46		0,95	
Fixed effects	estimate	p - value	estimate	p - value	estimate	p - value
intercept = national park, one way , am, band 0-50m	-4,86	<0,0001	-5,43	<0,0001	-9,36	0,01
interface	-0,53	0,63	1,38	0,14	-0,41	0,93
communal land	3,68	<0,0001	4,45	<0,0001	0,95	0,77
back	-0,39	<0,001	-0,29	<0,001	0,00	1,00
pm	0,21	0,10	0,86	<0,0001	0,00	1,00
band 50-100m	-0,74	0,13	-0,78	<0,01	0,50	0,87

Table 3. Variance and aggregation estimations from generalized linear mixed model



**Table 4. *Rhipicephalus* sp.:** Detection and abundance estimations by site occupancy model.

## a) Model selection

Abundance (with intercept)	Detection (with intercept)	AIC	deltaAIC	no.Par.
<b>Pan + Veg + Dist to water</b>	<b>AM + One way</b>	<b>1290.01</b>	<b>0</b>	<b>18</b>
Pan + Veg	AM + One way	1310.18	20.17	17
Pan + Veg	AM + One way + Band 1	1310.57	20.55	18
Pan + Veg	One way	1310.9	20.89	16
Pan + Veg	AM	1317.49	27.48	16
Pan + Veg	-	1319.23	29.22	15
Compartment + Veg + Dist to water	AM + One way	1324.23	34.22	11
Pan + Dist to water	AM	1341.5	51.49	13
Compartment + Veg	AM + One way	1346.1	56.08	10
Pan	AM + One way	1355.48	65.47	13
Pan	AM	1362.74	72.73	12
Pan + Dipping	AM	1364.74	74.73	13
Compartment	AM	1391.33	101.32	5
Density	AM	1434.42	144.41	4
Pan + density	AM	1436	145.99	13
Veg	AM + One way	1502.23	212.22	8
Vegetation	AM	1509.56	219.55	7
Dipping	AM	1658.09	368.08	4
Direction	AM	1735.86	445.85	6
Dist to water	AM	1771.16	481.15	4
-	AM + One way	1787.07	497.06	4

## b) Parameter estimates

<i>Rhipicephalus</i> sp.	factors	estimate	std.error
intercept (PM, way back)	p	-4,35	0,19
AM	p.AM	-0,21	0,13
One way	p.ow	0,39	0,13
intercept $\lambda$ (Tinde 3, Grassland, dist water 50-100m)	lambda	3,90	0,41
pan interface $\lambda$	lambda.mabenje	-32,29	10,00
	lambda.mabale	-3,13	0,52
	lambda.mataka	-32,99	10,00
pan national park $\lambda$	lambda.nyam	-4,51	1,09
	lambda.guvalala	-2,05	0,53
	lambda.makwa	-25,19	40817,21
	lambda.bala_bala	-32,29	10,00
pan communal lands $\lambda$	lambda.tinde1	0,67	0,20
	lambda.tinde2	1,21	0,31
vegetation $\lambda$	lambda.GB	-0,09	0,45
	lambda.GW	-2,29	0,61
	lambda.GBW	-1,46	0,55
	lambda.B	0,15	0,47
distance to water $\lambda$	lambda.0 -50m	0,64	0,14

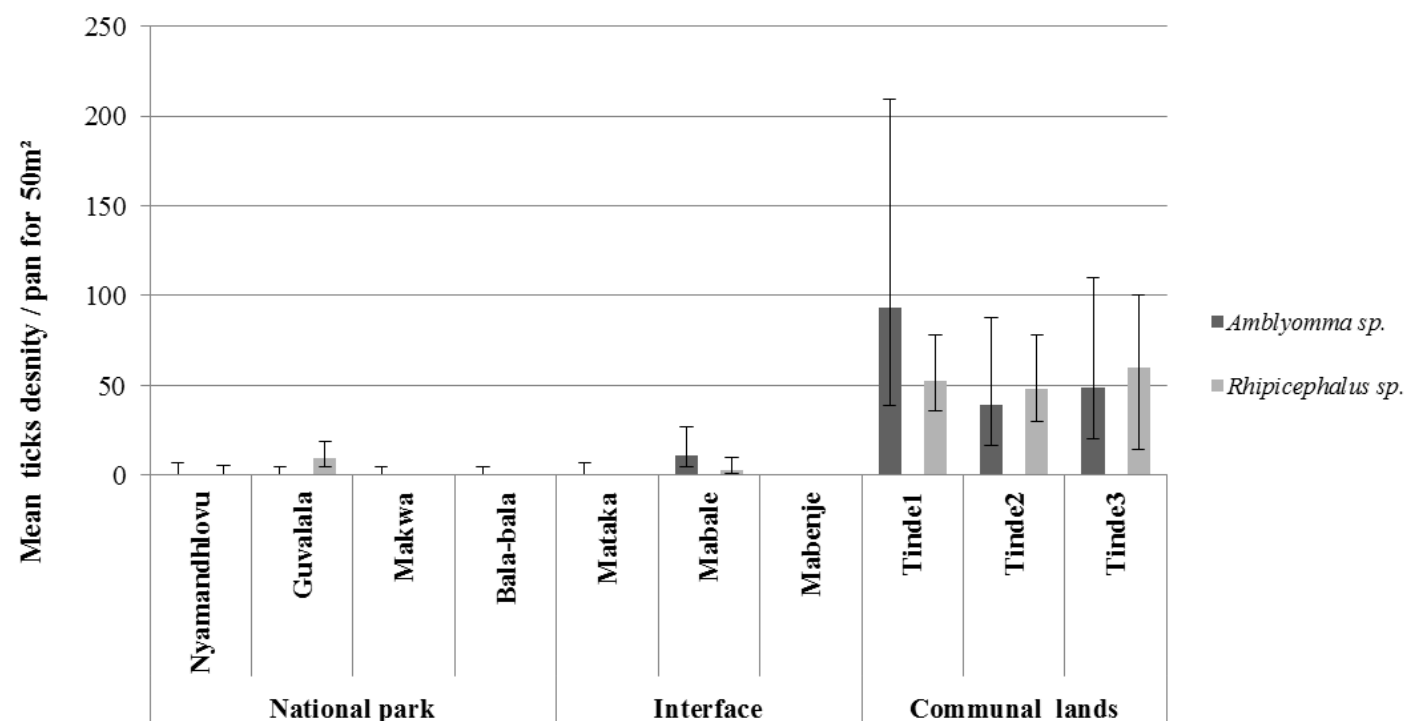
**Table 5. *Amblyomma* sp.:** Detection and abundance estimations by site occupancy model.

## a) Model selection

Abundance (with intercept)	Detection (with intercept)	AIC	deltaAIC	no.Par.
<b>Pan + Dist to water</b>	<b>AM + One way</b>	<b>1519.97</b>	<b>0.00</b>	<b>14</b>
Pan + Dist to water	AM + One way + Band1	1521.37	1.40	15
Pan	AM + One way	1550.86	30.89	13
Pan	AM + One way + Band1	1552.43	32.46	14
Pan	AM	1557.07	37.10	12
Pan + Density	AM	1559.07	39.10	13
Compartment + Dist to water	AM + One way	1571.99	52.02	7
Density	AM	1586.27	66.30	4
Compartment	AM + One way + Band1	1602.44	82.47	7
Compartment	AM	1606.78	86.81	5
Pan + Dist to water	-	1648.31	128.34	12
Vegetation	AM	1817.16	297.19	7
Pan + Vegetation	AM	1971.62	451.65	16
Dist to water	AM	2044.45	524.48	4
Direction	AM	2045.55	525.58	6
-	AM + One way + Band1	2063.37	543.40	5
-	-	2128.46	608.49	2
Dipping	AM	2142.38	622.41	4

## b) Parameter estimates

<i>Amblyomma</i> sp.	factors	estimate	std.error
p intercept (PM, way back)	p	-3,78	0,42
p AM	p.AM	-0,86	0,12
p One way	p.ow	0,31	0,11
$\lambda$ intercept $\lambda$ (Tinde 3, dist water 50-100m)	lambda	3,48	0,42
$\lambda$ pan interface	lambda.mabenje	-25,46	10,00
	lambda.mabale	-1,50	0,27
	lambda.mataka	-3,97	0,91
$\lambda$ pan national park	lambda.nyam	-3,97	0,91
	lambda.guvalala	-4,37	1,01
	lambda.makwa	-4,37	1,01
	lambda.bala_bal a	-4,37	1,01
$\lambda$ pan communal lands	lambda.tinde1	0,65	0,14
	lambda.tinde2	-0,21	0,17
$\lambda$ dist water	lambda.50m	0,69	0,12



**Figure 3:** Ticks densities according to pans for *Amblyomma* sp. and *Rhipicephalus* sp.

compartment, and 0 ticks/50m<sup>2</sup> for *Amblyomma* sp. and 9 ticks/50m<sup>2</sup> for *Rhipicephalus* sp. in the protected compartment; **tables 4b and 5b; Fig.3**). Density also varied according to the distance to the water body: density was higher on blocks close to the water body (0-50m). Finally, for *Rhipicephalus* sp, density also varied according to vegetation type being higher in grassland and bushland than in woodland vegetation type.

#### ***Hyalomma* sp.: Detection and occupancy probability estimations**

Given the large proportion of zero count replicates in *Hyalomma* sp. data (detection events in less than 2% of capture occasions) the repeated count data for this genus were converted into repeated detection (i.e. presence/absence) data and analyzed with single season

site occupancy models. The model selected (**Table 6 a**) included the effect of the landscape compartment on the tick presence and a constant detection probability. We chose this model (with only 4 parameters and a delta AIC less than 2 points above the AIC of the lowest AIC model where occupancy and detection probabilities were constant) because the pattern of variation among landscape compartments in this model with lower occupancy probability in the protected and interface compartments (0.17 and 0.25, respectively) than in the communal compartment (0.51) (**Table 6 b**) was consistent with the pattern reflected by the models selected for the two other genus (see above).

**Table 6.** *Hyalomma* sp.: Detection and presence estimations by site occupancy modeling  
a) Model selection

Abundance (with intercept)	Detection (with intercept)	AIC	deltaAIC	no.Par.
-	-	161.94	0	2
Compartment + Vegetation	-	162.95	1.01	8
<b>Compartment</b>	-	<b>163.18</b>	<b>1.24</b>	<b>4</b>
Compartment + Vegetation	One way	164.69	2.75	9
Compartment	One way	164.92	2.98	5
Compartment	Band 1	165.18	3.24	5
Compartment	AM	165.18	3.24	5
Compartment + Density	One way	166.20	4.26	6
Compartment + Vegetation	One way + Band 1	166.58	4.64	10
Compartment + Vegetation	One way + AM	166.86	4.92	10
Compartment + dist water	One way	166.92	4.98	6
Compartment	One way + AM	166.92	4.98	6
Compartment	One way + Band 1	166.92	4.98	6
Compartment + Dipping	AM	167.18	5.24	6
Compartment + Vegetation	One way + Band 1 + AM	168.84	6.90	11
Pan	AM	172.77	10.83	12

#### **b) Parameter estimates**

<i>Hyalomma</i> sp.	factors	estimate	std.error
intercept	p1	-2,86	0,48
intercept (national park)	psi	-1,06	0,77
Compartment	psi.interface	-0,51	1,03
	psi.cl	1,12	0,98

## **DISCUSSION**

### **Relationship between hosts diversity and tick abundances or presence**

High tick density and presence probability was associated with low Shannon index values and thus low host diversity (**Figure 4**).

Studying vector abundance in heterogeneous landscape and in multi hosts system is an important step for the assessment of the risk of pathogen spillover between wild and domestic animals (Power and Mitchell 2004). Vector abundance measurements in landscape compartments used with different intensity

by wild and domestic hosts is one of the first descriptive step to depict such complex systems. In our study, conducted in a structured landscape including areas used only by wild ungulates, areas used only by domesticated ungulates and areas used by both, we aimed at depicting the pattern of spatial variation in the density of ticks.

However, in such investigations, sound statistical inference can be hampered by a number of biological and perception issues that, if ignored, could lead to distorted representations of density variation patterns (Schulze et al. 1997, Randolph and Dobson 2012).

Two such issues are low individual detection probabilities and aggregated spatial distributions. To address these issues, we settled a hierarchical (multi-level) repeated tick sampling protocol and combined generalized linear mixed models

with capture- recapture models to (1) to assess tick aggregations at different spatial scales, (2) to identify the factors which influence the density or the probability of detections of ticks and (3) disentangle the factors influencing density from those influencing detection probability; to finally obtain (4) robust estimations of tick densities in the different landscape compartments of our complex immature tick-wild ungulate-domestic ungulate system.

The three dominant ticks genus existing in southern Africa (Walker et al.) were detected in the study area but with different densities. According to our occupancy and density estimations, at the end of rainy season when our study was conducted, ticks belonging to the *Amblyomma* genus were the most abundant, closely followed by ticks of the *Rhipicephalus* genus while ticks belonging to the *Hyalomma*

genus were less abundant. Indeed, the detection of *Hyalomma* ticks was too infrequent for fitting models to estimate densities and *Hyalomma* ticks distribution was described through estimations of occupancy probabilities.

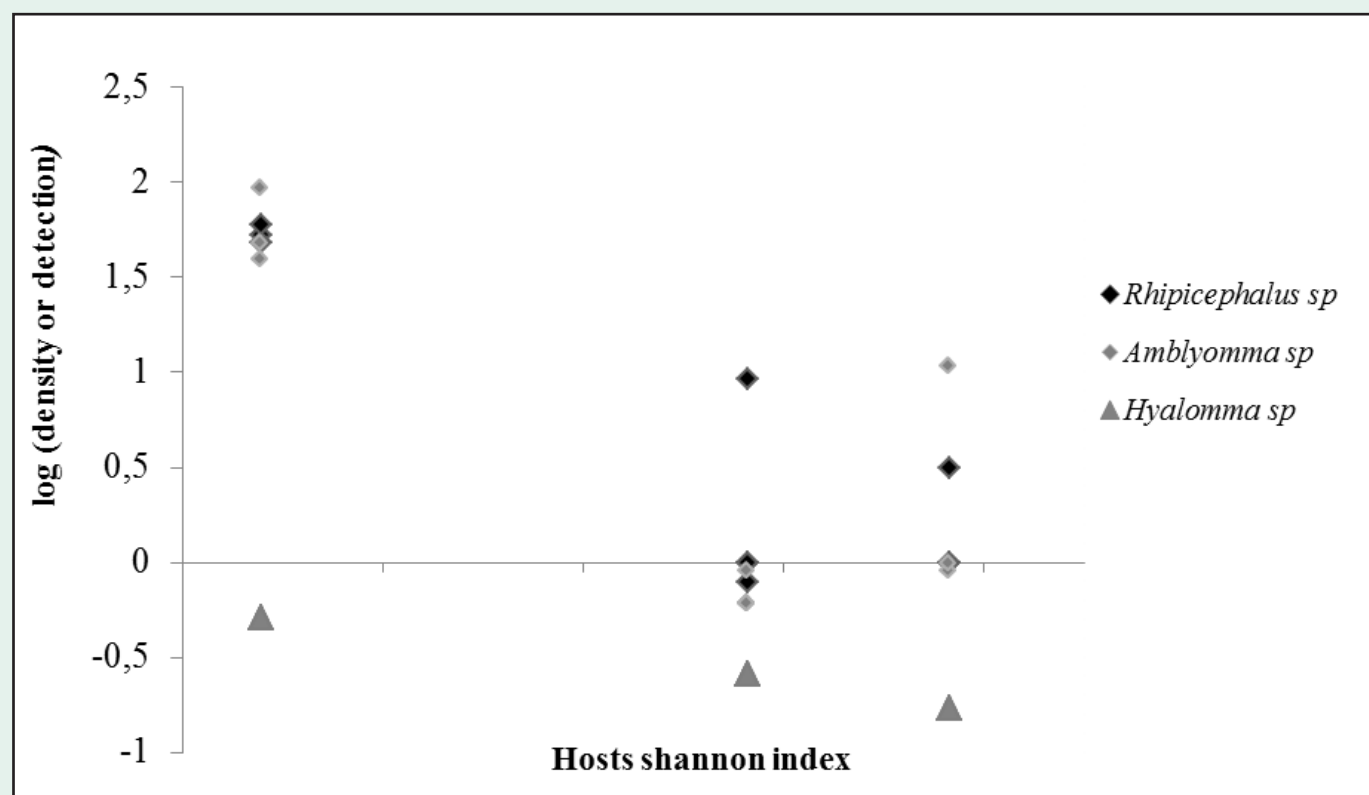
### Variation in tick density among landscape compartments

Identification of immature ticks at the species level was not feasible during our study which then focused on variation in tick presence and densities at the genus level. We found a clear and similar distribution pattern for the three tick genus detected during our study: tick presence and density were much higher around water pans located in the communal landscape compartment as compared to water pans located in protected or interface compartments. This result is surprising for at least two reasons: first, host (ungulate) density does not differ greatly among compartments in our system where farming activities are extensive with low domestic host densities that are comparable to those of wild hosts in the protected areas; second, the tick hosts occupying the communal compartment are domestic ungulates that are regularly treated against ticks at diptanks. What could be the cause of this unexpected tick density pattern?

One parameter that could shed light on the density pattern revealed by our study is the permanence of water pans. The frequency at which water pans dry out during the dry season could differ among the landscape compartments. A higher drying out frequency in the protected and interface compartments than in the communal compartment could result in a more continuous host frequentation in this later

compartment.. Another interpretation related to water availability and host frequentation could be that during the rainy season the increase in the number of water pans available to free moving wild ungulates is larger than the increase in the number of water points used by domestic animals which movements are restricted to a much smaller area. As a consequence the frequentation by wild ungulates of some water pans in the protected area might decrease during the rainy season while water point frequentation by domestic ungulates in the communal compartment could remain constant throughout the year. Because we presently miss information on seasonal variation in water distribution in the different landscape compartments, these interpretations are for the time being speculative. However we believe that water pan dynamics could influence their frequentation by tick hosts and thus tick densities. .

Our results are compatible with the “dilution effect” (Schmidt and Ostfeld 2001) which states that a highly diversified host system including hosts with heterogeneous competences regarding tick survival and reproductive success, could decrease the density of vector populations as compared to a less diversified host system only composed of hosts with homogeneous competences. Indeed, host diversity as quantified using the Shannon index is higher in the protected and interface compartments than in the communal compartment (Fig 4). However, for a dilution effect to occur there is a need that that competence varies between hosts, resulting in different parasite survival and reproductive success varies within the host spectrum (Keesing et al. 2006): the dilution effect is more likely to occur for specialist than for opportunistic parasites. Tick survival and



**Figure 4:** Ticks densities and detection probabilities for the 3 genus according to the Shannon index of hosts



reproductive success on African wild hosts are currently poorly documented in the literature. Without such information on wild and domestic hosts' competences, it is therefore difficult to evaluate the relevance of the dilution effect for the present study (Randolph and Dobson 2012). Moreover, the tick density pattern should also be considered in the light of variation in the density of hosts for immature (i.e. larval and nymphal) tick stages. For several tick species, birds, small mammals (such as rodents) or even reptiles are the hosts of immature ticks (Walker et al., Zieger et al. 1998). Communal lands which are characterized by a mosaic of anthropic land types, some of which (e.g. fields, homesteads) can be rich in terms of resources, could constitute for some of these hosts a more favorable habitat than protected areas. Moreover small mammal populations could be more strongly limited by predation in the protected compartment than in the communal compartment, although no data is available to test that.

What are the likely consequences of our findings? Because tick vector density seems much higher in the communal compartment than in the protected and interface compartments, we would expect tick borne diseases to have higher transmission rates among domesticated ungulates in the communal compartment than among wild ungulates in the protected or between wild and domestic ungulates at the interface compartment.

### *Small scale variation in tick density*

At the pan scale, Amblyomma sp and Rhipicephalus sp. densities were higher close to water pans (0-50m) than further away (50-100m). This pattern could arise because hosts

stand close to the water body when they use the water pans for drinking (Valeix et al. 2007a). Another potential explanation could be that higher humidity close to water results in a lower probability of desiccation and thus a higher probability of survival for ticks in their free-living stages.

### *Methodological issues*

Repeated sampling is generally an efficient solution to estimate detection probabilities and integrate the detection process in the estimation of abundance or occupancy probabilities (Kramer et al. 1993). However, in the specific situation of tick sampling by the flag dragging technique the issue of removal arises. Indeed, with this sampling technique, the ticks detected at a given sampling replicate are removed from the tick population and are no longer available for detection at subsequent sampling replicates of the same site (Falco and Fish 1992, Talleklint-Eisen and Lane 2000). This removal of sampled ticks results in a departure from the closed population assumption, because the size of the population that can potentially be detected decreases with successive sampling replicates of a same sampling unit. We therefore accounted for this by including the effects of time of the day and dragging direction (back/forth) in the detection part of the occupancy and abundance models. And indeed, site occupancy modeling of Amblyomma sp. and Rhipicephalus sp, shows a significant effect of sampling direction with lower detection probabilities on the back sampling replicates. Ideally, one would explicitly specify in a statistical model that the number of individuals available for detection at a given sampling replicate on a given track is the number of individuals available for detection on that

track before the first sampling replicate minus the sum of detected, and thus removed, individuals at sampling replicates undertaken before the focal sampling replicate. However, the development of such a model has so far to our knowledge not been attempted, and is beyond the scope of the present paper. An alternative solution to account for the removal effect would be to aggregate the data of the four replicate of a same track (i.e. to sum the number of ticks detected at the forth and back replicates of the morning and afternoon sessions of a track) and consider the resulting data as the outcome of a single sampling replicate of the block in which the transect is located. On the one hand, this option would solve the removal effect issue. On the other hand, however, this option would result in a reduction in the number of sampling replicates for each block (4[tracks] replicates instead of 4[tracks]\*2[morning/afternoon]\*2[forth/back] replicates) and would thus potentially impair our ability to detect density variation from variation in individual detection probability.

Modeling of the number of detected ticks with generalized linear mixed models allowed us to identify the explanatory variables that could influence density or individual detection probability, and, more importantly, to assess aggregation of ticks at different spatial scale. It revealed, for the three tick genus, large variance among transects within a site (i.e. block) in the number of ticks detected. This result suggests a highly clumped distribution of ticks within areas of a few hundred m<sup>2</sup> around water pans. Such clumped distribution imply that tick abundance on 50m<sup>2</sup> transects probably does not follow the Poisson distributions used in the Royle and Nichols model implemented in

PRESENCE. Negative binomial distributions would probably be better adapted. However the model implemented in PRESENCE does not allow such distributions, which are only available with Bayesian methods or the recently developed "unmarked" R package. These statistical tools are not easily accessible. Moreover, it has been suggested that negative binomial models might produce extremely wide confidence intervals as well as unrealistically high abundance estimates (Kery et al. 2005).

From a methodological point of view, we believe that repeated density sampling combined with models that depict explicitly variation in detection probability along with variation in density are an efficient method to accurately estimate tick distribution. They are particularly adapted to situations where the efficiency of sampling methods vary among tick species or stages. Indeed, because with these methods detection probabilities are estimated and their variation are modeled, they are likely to produce estimations of density or presence probability that are comparable among species and stages. .



However, models that account for the removal of detected ticks and that allow the use of negative binomial distribution to deal with aggregation should be developed.

## ACKNOWLEDGEMENTS

National parks of Zimbabwe which allow us to carry our study inside one of their park. We particularly address our acknowledgements to Juliette, Chiswa, Cavin Mandina, Billy Butete, Lovemore Kameva, Wellington, Peter, Sinikiwe and Siansali

## BIBLIOGRAPHIE

Allan, B. F., F. Keesing, and R. S. Ostfeld. 2003. Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology* 17:267-272.

Bailey, L. L., T. R. Simons, and K. H. Pollock. 2004. Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14(3):692-702.

Benhamou, S. and D. Cornelis. 2010. Incorporating movements behaviors and barriers to improve Kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353-1360.

Boulinier, T., A. R. Ives, and E. Danchin. 1996. Measuring aggregation of parasites at different host population levels. *Parasitology* 112:581-587.

Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, Verlag, New York, USA.

Chamaille-Jammes, S., M. Valeix, M. Bourgarel, F. Murindagomo, and H. Fritz. 2009. Seasonal den-

sity estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 47:804-808.

Cumming, G. S. and D. Cornelis. 2012. Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. *Diversity and Distributions* Article first published online: 19 APR 2012.  
Dantas-Torres, F., B. B. Chomel, and D. Otranto. 2012. Ticks and tick-borne diseases: a One Health perspective. *Trends Parasitol* 28:437-446.

Daszak, P., A. A. Cunningham, and A. D. Hyatt. 2000. Wildlife ecology - Emerging infectious diseases of wildlife - Threats to biodiversity and human health. *Science* 287:443-449.

De Garine-Wichatitsky, M., T. De Meeus, J. F. Guegan, and F. Renaud. 1999. Spatial and temporal distributions of parasites: can wild and domestic ungulates avoid African tick larvae? *Parasitology* 119:455-466.

Despommier D., E. B., Wilcox B. 2007. The Role of Ecotones in Emerging Infectious Diseases. *Eco-Health* 3:281-289.

Dobson, A. 2004. Population dynamics of pathogens with multiple host species. *American Naturalist* 164:S64-S78.

Elith, J. and J. R. Leathwick. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:677-697.

Elston, D. A., R. Moss, T. Boulinier, C. Arrowsmith, and X. Lambin. 2001. Analysis of aggregation, a worked example: numbers of ticks on red grouse chicks. *Parasitology* 122:563-569.

Falco, R. C. and D. Fish. 1992. A COMPARISON OF METHODS FOR SAMPLING THE DEER TICK, IXODES-DAMMINI, IN A LYME-DISEASE ENDEMIC AREA. *Experimental & Applied Acarology* 14:165-173.

Hines, J. E. 2006. PRESENCE - Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC.in <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>, editor.

Jones, K. E., N. G. Patel, M. A. Levy, A. Storeygard, D. Balk, J. L. Gittleman, and P. Daszak. 2008. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451:990-994.

Keesing, F., R. D. Holt, and R. S. Ostfeld. 2006. Effect of species diversity on disease risk. *Ecol Lett* 9:485-498.

Kery, M., J. A. Royle, and H. Schmid. 2005. Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications* 15:1450-1461.

Kramer, V. L., E. R. Carper, and C. Beesley. 1993. MARK AND RECAPTURE OF ADULT IXODES PACIFICUS (ACARI, IXODIDAE) TO DETERMINE THE EFFECT OF REPEATED REMOVAL SAMPLING ON TICK ABUNDANCE. *Journal of Medical Entomology* 30:1071-1073.

Krasnov, B. R., M. Stanko, I. S. Khokhlova, D. Miklishova, S. Morand, G. I. Shenbrot, and R. Poulin. 2006. Relationships between local and regional species richness in flea communities of small mammalian hosts: saturation and spatial scale. *parasitology Research* 98:403-413.

Lafferty, K. D. 2009. Calling for an ecological approach to studying climate change and infectious diseases. *Ecology* 90.

Lambin, E. F., A. Tran, S. O. Vanwambeke, C. Linard, and V. Soti. 2010. Pathogenic landscapes: Interactions between land, people, disease vectors, and their animal hosts. *International Journal of Health Geographics* 9:54.

Lloyd-Smith, J. O., D. George, K. M. Pepin, V. E. Pitzer, J. R. C. Pulliam, A. P. Dobson, P. J. Hudson, and B. T. Grenfell. 2009. Epidemic dynamic at the human-Animal interface. *Science* 326:1362-1367.  
Logiudice, K., S. T. K. Duerr, M. J. Newhouse, K. A. Schmidt, M. E. Killilea, and R. S. Ostfeld. 2008. Impact of host community composition on lyme disease risk. *Ecology* 89:2841-2849.

Lyashevskaya, O. and K. D. Farnsworth. 2012. How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological Indicators* 18:485-492.

MacKenzie, D. I. 2005. What are the issues with presence-absence data for wildlife managers? *Journal of Wildlife Management* 69:849-860.

Mackenzie. and Royle. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42:1105-1114.

McClintock, B. T., J. D. Nichols, L. L. Bailey, D. J. MacKenzie, W. L. Kendall, and A. B. Franklin. 2010. Seeking a second opinion: uncertainty in disease ecology. *Ecol Lett*.

McMichael, A. J. 2004. Environmental and social influences on emerging infectious diseases: past, present and future. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 359:1049-1058.



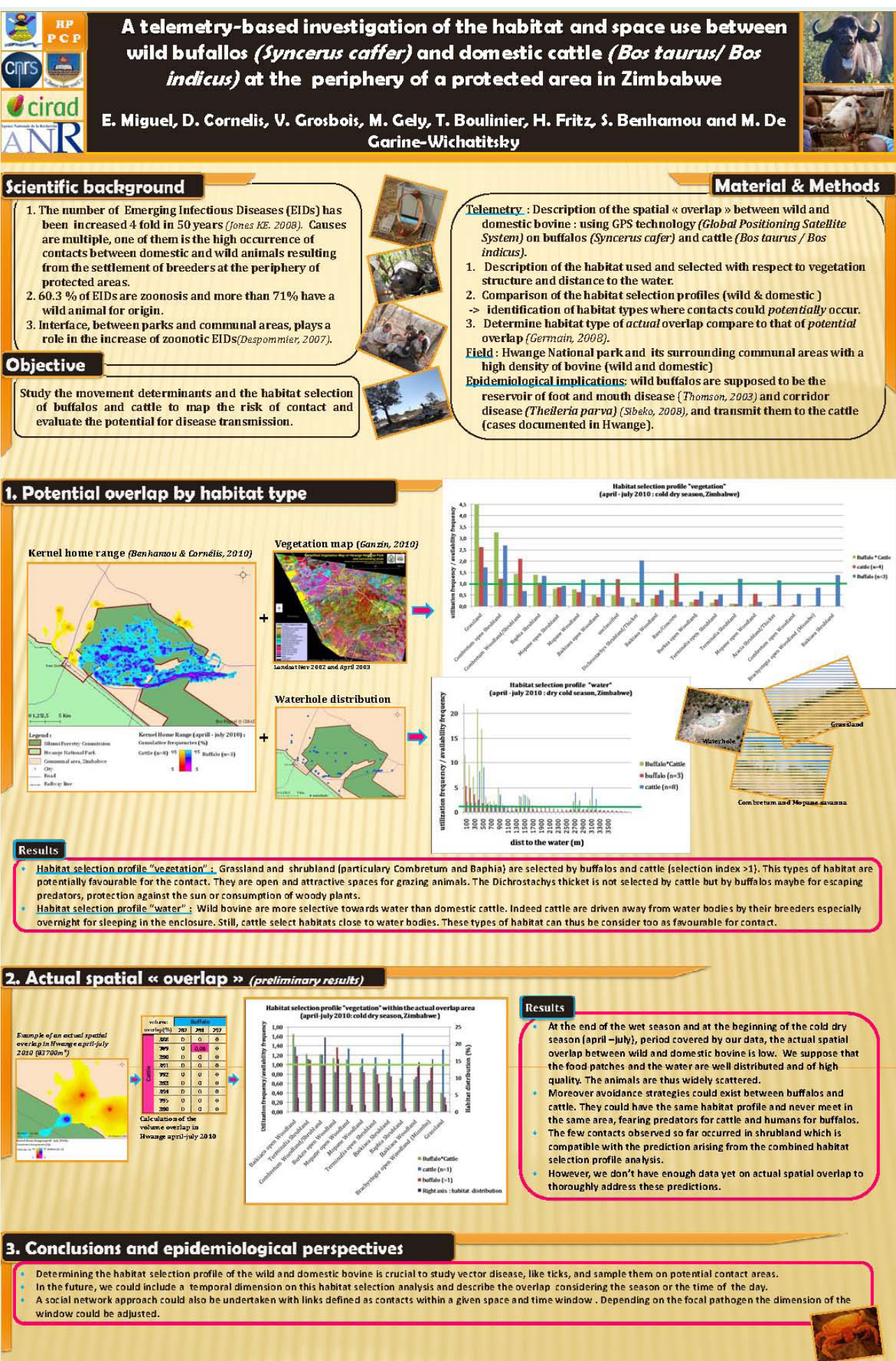
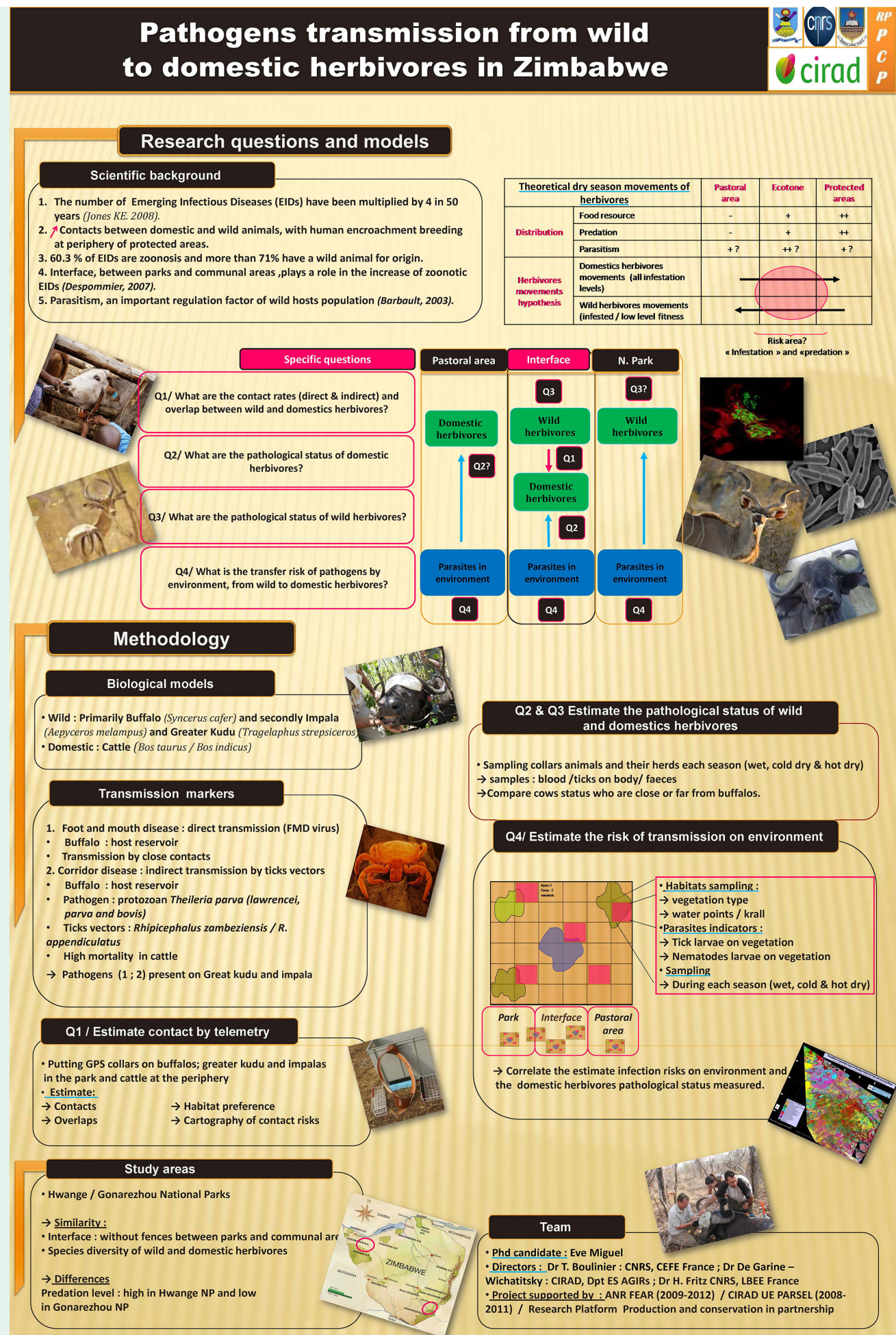
- Miguel, E., V. Grosbois, A. Caron, T. Boulinier, H. Fritz, D. Cornélis, C. Foggin, P. Makaya, P. Tshabalala, and M. de Garine-Wichatitsky. 2012. Contact rates with buffalo explain foot-and mouth disease dynamics in cattle at the periphery of Trans-frontier Conservation Areas in southern Africa. Submitted to *Ecosphere*.
- Omenn, G. S. 2010. Evolution and public health. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:1702-1709.
- Power, A. G. and C. E. Mitchell. 2004. Pathogen spillover in disease epidemics. *American Naturalist* 164:S79-S89.
- Randolph, S. E. and A. D. M. Dobson. 2012. Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology* 139:847-863.
- Restif, O., D. T. S. Hayman, J. R. C. Pulliam, R. K. Plowright, D. B. George, A. D. Luis, A. A. Cunningham, R. A. Bowen, A. R. Fooks, T. J. O'Shea, J. L. N. Wood, and C. T. Webb. 2012. Model-guided fieldwork: practical guidelines for multidisciplinary research on wildlife ecological and epidemiological dynamics. *Ecol Lett* 15:1461-0248.
- Rogers, C. M. L. 1993. A woody vegetation survey of Hwange National Park. Report, Department of National Parks and Wildlife Management. Harare, Zimbabwe. .
- Royle, J. A., J. D. Nichols, and M. Kéry. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110:353-359.
- Schmidt, K. A. and R. S. Ostfeld. 2001. Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology* 82:609-619.
- Schulze, T. L., R. A. Jordan, and R. W. Hung. 1997. Biases associated with several sampling methods used to estimate abundance of *Ixodes scapularis* and *Amblyomma americanum* (Acari : Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 34:615-623.
- Talleklint-Eisen, L. and R. S. Lane. 2000. Efficiency of drag sampling for estimating population sizes of *Ixodes pacificus* (Acari : Ixodidae) nymphs in leaf litter. *Journal of Medical Entomology* 37:484-487.
- Valeix, M. 2011. Temporal dynamics of dry-season water-hole use by large African herbivores in two years of contrasting rainfall in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 27:163-170.
- Valeix, M., S. Chammille-Jammes, and H. Fritz. 2007a. Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153:739-748.
- Valeix, M., H. Fritz, S. Dubois, K. Kanengoni, S. Alleaume, and S. Said. 2007b. Vegetation structure and ungulate abundance over a period of increasing elephant abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 23:87-93.
- Walker, A. R., A. Bouattour, J.-L. Camicas, A. Estrada-Pena, I. G. Horak, A. A. Latif, R. G. Pegram, and P. M. Preston. Ticks of domestic animals in Africa. A guide to identification of species. Bioscience Reports, Edinburgh ISBN 0-9545173-0-X.
- Wittemyer, G., P. Elsen, W. T. Bean, A. C. O. Burton, and J. S. Brashares. 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. *Science* 321:123-126.
- Woolhouse, M. J. E. and S. Gowtage-Sequeria. 2005. Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. *Emerging Infectious Diseases* 11:1842-1847.
- Zengeya F. 2011. An IKONOS-based comparison of methods to estimate cattle home ranges in a semi-arid landscape of southern Africa *International Journal of Remote Sensing iFirst*, 2011, 1-22.
- Zieger, U., I. G. Horak, A. E. Cauldwell, and A. C. Uys. 1998. Ixodid tick infestations of wild birds and mammals on a game ranch in central province, Zambia. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 65:113-124.



## **ANNEXES 6-7-8-9**

*Les posters  
&  
frise historique éco-épidémiologie*







## Wildlife-livestock interactions

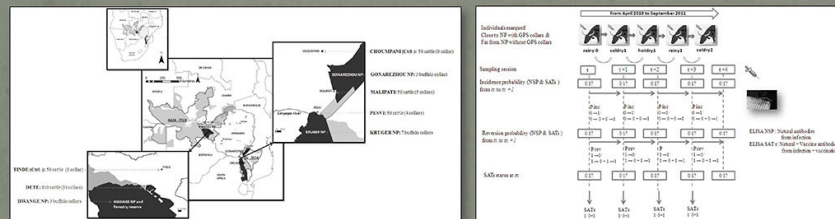
### Frequency of contact with buffalo and transmission of foot-and-mouth disease in cattle populations at the periphery of protected areas in Southern Africa

E Miguel<sup>1,2,3,4</sup>, V. Grosbois<sup>1</sup>, A. Caron<sup>1,4</sup>, T. Boulonier<sup>3</sup>, D. Cornélis<sup>1</sup>, H. Fritz<sup>2</sup>, F. Jori<sup>5</sup>, C. Foggin<sup>6</sup>, P. Makaya, P. T. Tshabalala, M.de Garine-Wichatitsky<sup>1,4</sup> [eve.miguel@cirad.fr](mailto:eve.miguel@cirad.fr)

#### Context

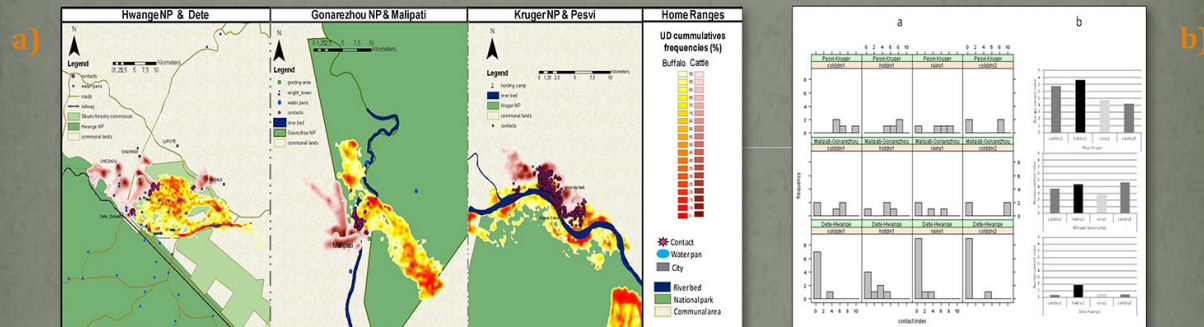
A study implemented at the periphery of 3 **National Parks (NPs)** in **Zimbabwe**, with 3 permeable **interfaces** without fences and free animal movements

- 36 **GPS** collars were deployed on sympatric bovine to assess the contact between reservoir population : **African buffalo** (*Syncerus caffer*) and sensitive population : **cattle** (*Bos taurus*, *Bos indicus*). Simultaneously a repeated serological survey was undertaken on cattle close to (Dete-Hwange, Malipati-Gonarezhou, Pesvi-Kruger) and far from NPs (Choupani and Tinde) to estimate FMD **dynamic** with or without **vaccination** sessions on cattle.



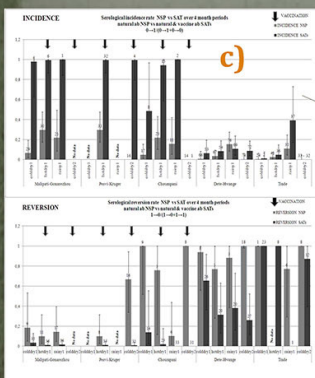
#### Results

- **Contact** definition for FMD transmission : cattle GPS record **15 days** and **300 meters** after buffalo GPS record
- Contacts **variation** between buffalo and cattle among **sites**, **seasons** and **individuals** (Cf. b)
- Contacts peak during **Hot dry season** : « risky period » for the 3 sites (Cf. b)
- Contacts often localized close to **water** : « risky area » (Cf. a)



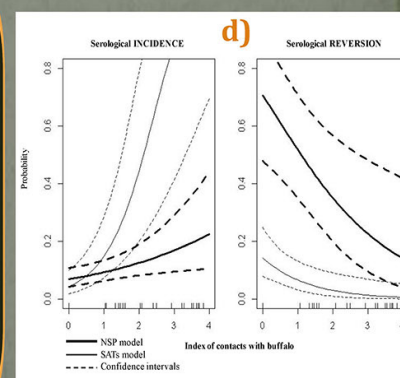
#### Modeling

- FMD survey: **NSP** (natural antibodies detection) and **SATs** (SAT1 & 3 : natural and vaccinal antibodies detection) laboratory tests
- Generalized linear mixed model used (on NSP and SATs results) with individual and herd random effects
  - Higher natural sero-incidence in sites close to NPs (Cf. c)
  - Peak of natural sero-incidence in **hot dry season** (s.) except for Hwange-Dete (rainy s.) (Cf. c)
  - Higher sero-reversion in sites far from NPs or with few contacts with buffalo or without vaccination (Cf. c)
  - Peak of sero-reversion in **cold dry s.** (Cf. c)
  - Sero-incidence and reversion (NSP & SATs) significantly related to contact rate with buffalo (Cf. d)



#### Discussion

- First demonstration in natural condition of the African buffalo role as FMD virus reservoir
- Short lasting immunity investment for cattle in endemic areas with light symptoms and low detection
  - Vaccination strategy seemed efficient with significant immunity protection for cattle but not enough to avoid the virus introduction from the wild compartment in risky areas and seasons. Frequency of vaccination sessions and number of cattle vaccinated have to be increased. Is the antigen used in vaccine adapted to the circulated strains?
  - Why different levels of infection for similar unfenced interfaces ? Resources distribution, owners strategies, predation risk? These questions have to be answered to understand the interaction mechanisms between wild and domestic populations to **eradicate** the disease at the continent scale



<sup>1</sup> Cirad UPR-AGIR, Department Environment and Society, France Montpellier  
<sup>2</sup> CNRS CNRS 5558 - LBPE UCB Lyon 1 - Bât. Grégoire Mendel 43 bd du 11 novembre 1918 69622 VILLEURBANNE cedex  
<sup>3</sup> CNRS / CEF 1919, route de Mende 34293 Montpellier cedex 5  
<sup>4</sup> Cirad Harare P.O. Box 1378 Harare, Zimbabwe  
<sup>5</sup> Cirad, UPR AGIR, Mammal Research Institute, Department of Zoology and Entomology, university of Pretoria, 0002, South Africa  
<sup>6</sup> Central veterinary Services and Wildlife unit, Harare, Zimbabwe



vert : ecologie  
rouge epidemiologie  
bleu : société  
orange : éco-épidémiologie

Néolithique : domestication des espèces animales : chiens, porcs, bœufs, moutons, chèvres

15<sup>ème</sup> siècle : grandes croisades et échanges de pathogènes entre Nord et Sud

17<sup>ème</sup> siècle : Edward Jenner: inoculation de la variole de vache à un enfant : naissance du 1<sup>er</sup> vaccin de médecine

1740-1760 : 200 millions de bœufs victimes de la peste bovine

1760 : Bernoulli Daniel : Etude pesant le pour et le contre de la variolisation à l'échelle de la population naissance du 1<sup>er</sup> modèle mathématique en épidémiologie

•1761 : 1<sup>ere</sup> école vétérinaire d'Europe à Lyon (Claude Bourgelat) suite aux épidémies de peste bovine

•1855 : John Snow, 1<sup>er</sup> pas dans l'épidémiologie spatiale : reporter les cas de choléra à Londres sur un plan de quartier; identification des lieux de contamination pour intervenir et arrêter l'épidémie.

•1872 : Création du 1<sup>er</sup> parc de conservation dans le monde : Etats-Unis 'Yellowstone'

•1883 : Dowdeswell : 1<sup>eres</sup> expérimentations sur la virulence : Lapin-Cochin d'inde : inoculation de sang contaminé répété.

• 1920-30: développement du transport aérien commercial et postal

•1926 : Création du 1<sup>er</sup> parc de conservation Africain: Afrique du Sud - Kruger

•1928 : découverte de la pénicilline par Fleming

•Années 30 : antibiothérapie et vaccination de masse / Passage de la barrière d'espèces Singe-Homme virus du Sida

• 1948 UICN: Union internationale pour la conservation de la nature

•1957: Barlett définition Nombre optimal d'individus susceptibles dans une population humaine pour entretenir la circulation d un pathogène

• 1960, 1<sup>er</sup> capteur de télédétection à bord de satellite artificiel

•1966, Black : mise en relation du nombre d'individus susceptibles dans une population et la capacité de persistance d'un pathogène : ex de la rougeole

•1968, Dubuisson : géomatique contraction de « géographie » et « informatique »

•1970, Cline : les satellites des nouveaux yeux pour les épidémiologistes

•1970 : éradication de la variole

•1978 : début de l'ère low cost dans le transport aérien aux Etats-Unis

•1880 : concept de développement durable lancé par l'UICN « *World conservation strategy: Living resources conservation for sustainable development* »

•1983-1984 : Découverte du virus du SIDA

•1983: Reagan promet la technologie GPS gratuite aux civils à la suite d un crash aérien

• 1985 : Formalisme de la notion de Graphe en épidémiologie (Bergé)

•1988 : création du GEIC : Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat

•1989 : Tim Bergers Lee w.w.w = web: world wide web : création de la toile, facilitation des échanges entre les 4 coins du monde

•1989: Gmerk, 'pathocénose': les espèces pathogènes sont interdépendantes entre elles et constituent des communautés de maladies

•1990 : Essor des études sur dynamiques spatio-temporelles des maladies contagieuses. Théorie des Méta-populations: sous populations connectées par des flux migratoire et CCS Critical Community Size

•1991, Anderson et May : Théorisation de l'effet 'source-puits' = 'villes-villages'. Exemples de la transmission et de la persistance de la rougeole et la coqueluche entre les grandes villes, les moyennes et les villages en Grande-Bretagne

•1992 : Rio 'sommet de la Terre' : Biodiversité et développement Durable au cœur du débat

•1995, Cliff et Haggett: Ajout de l'effet densité humaine et accessibilité au modèle de Black

1997 : début du transport aérien low cost en Europe 2004/06: explosion des réseaux sociaux et information en continue: génération facebook et twitter

•2005, Woolhouse: De nombreux de groupes d'animaux sont responsables des zoonoses, importance des mammifères ongulés

•2008, Jones: EID et Hot spot : attention aux pays du sud dans l'émergence

•2011, 'One health initiative' : the collaborative effort of multiple disciplines — working locally, nationally, and globally — to attain optimal health for people, animals and the environment"1<sup>st</sup> conference in Melbourne, Australia

•Mai 2011 : éradication de la peste bovine

•Octobre 11 : Nations unies, 7 milliards d'hommes sur terre



## ABSTRACT

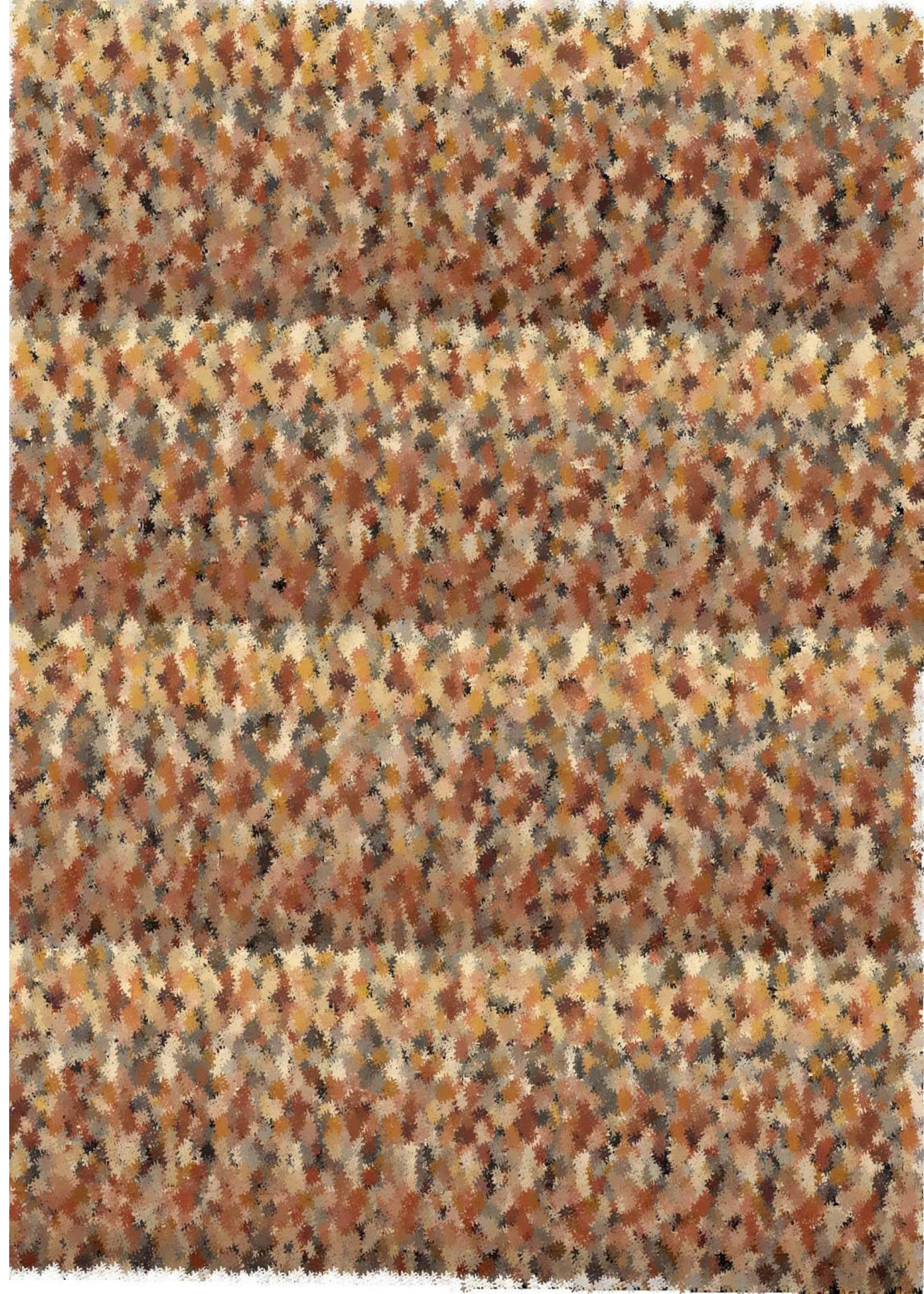
**E**merging or re-emerging diseases in human populations have increased over the last thirty years. Since 70% of such diseases are caused by pathogens originating from animal hosts (i.e. Ebola, AIDS, and avian influenza), this increase has prompted the study of eco-epidemiological systems that occur at the interface between human and animal populations (i.e. wild and/or domestic). Contacts between hosts are particularly important factors in these systems since they result in pathogen transmission among individuals and, therefore, disease diffusion within and among populations.

We used **foot-and-mouth disease (FMD)** as a model to study pathogen transmission from wild to domestic populations. As the **African buffalo** (*Syncerus caffer*) is the presumed reservoir of this highly contagious disease, we examined the conditions in which the virus was transmitted to **cattle sensitive to the disease** (*Bos taurus* and *Bos indicus*) at the borders of **African national parks**; these areas are interfaces between anthropogenic and protected areas in which animals can move freely.

In the context of this Ph.D., four protocols were implemented between **2010 and 2011 in Zimbabwe**. First, **36 GPS** (Global Positioning System) collars were placed on cattle and buffalo in order to describe and analyze cattle their movements across the landscape as well as to quantify interspecific **contacts**. In one of the study sites, eleven collars were attached to one of the **predators** of these ungulates: the lion (*Panthera leo*). By integrating the predator guild into our telemetry protocols, we could examine the potential changes in spatial use by cattle and buffalo in response to predator presence and their consequences for contact dynamics and interspecific pathogen transmission. Second, a longitudinal serological survey was conducted in which tagged individuals were sampled repeatedly over the course of different seasons. Anti-FMD antibodies were detected using ELISA. Third, to characterize contacts within the domestic host population, interviews were conducted with cattle owners regarding their husbandry practices across seasons (i.e. descriptions of grazing and watering areas as well as herd mixing). Fourth, to describe the potential role of host diversity in ecosystem infection risks, macroparasite density (i.e. ticks) was estimated for landscape compartments that contrasted in terms of potential hosts present (i.e. (i) wild, (ii) domestic and wild, and (iii) domestic only).

Our study primarily shows the following results. (1) Interspecific interaction rates, as estimated by telemetry, vary between sites and have a pronounced seasonality (peak occurs during the hot dry season). (2) Resource distribution (i.e. water and grazing areas) seems to condition the frequency and distribution of these contacts in the different landscape compartments. (3) Cattle incursion frequencies into protected areas and the frequency and intensity of contact with buffalo significantly positively affect the probability of foot-and-mouth antibody acquisition in cattle. The probability of antibody loss in cattle is also a function of diminished rates of interaction with buffalo. (4) Intraspecific interaction densities positively influence FMD serological incidence in cattle. (5) Top predator presence in the landscape could limit cattle incursion into protected areas and reduce the likelihood of their being infected by wild host populations. (6) Finally, the estimated densities of two macroparasite genera, the ticks *Rhipicephalus sp.* and *Amblyomma sp.*, in the vegetation were higher in communal spaces where there was no interaction with wild hosts and where host species richness was weak.

The results of this study on the interspecific transmission of pathogens between wild and domestic populations in tropical ecosystems encourage the exploration of research topics that are still largely unexplored, including the evolution of virulence transmission modes of pathogens hosted by sympatric wild and domestic populations. Individual control mechanisms deployed against pathogens (i.e. immunity resulting from natural exposure and/or vaccination) are also discussed in this thesis. Finally, this work generates questions about biodiversity's role in species interactions and its potential dilution or amplification effects on macroparasite abundance.





L'augmentation depuis une trentaine d'années des maladies infectieuses dites émergentes ou ré-émergentes chez l'homme, causées à plus de 70% par des pathogènes issus d'espèces hôtes animales (i.e. Ebola, SIDA, Grippe aviaire), stimule l'étude de systèmes éco-épidémiologiques à l'interface entre populations humaines et animales (i.e. sauvages et/ou domestiques).

Le contact entre hôtes est un phénomène important dans l'étude de ces systèmes car il permet la transmission des pathogènes entre individus et la diffusion de maladie au sein et entre populations.

Nous avons choisi la maladie de la **fièvre aphteuse** comme modèle d'étude de la transmission de pathogènes des populations sauvages vers les populations domestiques. Le **buffle africain** (*Syncerus caffer*) étant le réservoir présumé de cette maladie fortement contagieuse, nous nous sommes interrogés sur les conditions de transfert au **bétail** (*Bos taurus* et *Bos indicus*) du virus aphteux aux frontières de trois **parcs nationaux africains** qui constituent des interfaces entre espaces anthropiques et protégés perméables aux mouvements d'animaux.

Dans le cadre de ce doctorat quatre protocoles ont été mis en place entre **2010 et 2011 au Zimbabwe**. **Premièrement**, des colliers **GPS** (Global Positionning System) ont été déployés sur des bovins sauvages/domestiques pour décrire leurs déplacements dans le paysage et quantifier les **contacts** interspécifiques. Sur l'un des sites d'étude, des colliers furent posés sur l'une des espèces prédatrices de ces ongulés: le **lion** (*Panthera leo*). L'intégration de la guilde des **prédateurs** nous a permis d'estimer les modifications de l'utilisation de l'espace par les herbivores en réponse à la présence de carnivores et les conséquences en termes de contacts et de transmission interspécifique de pathogènes. **Deuxièmement**, un suivi longitudinal sérologique sur le bétail a complété le protocole télémétrique avec des prélèvements répétés sur des individus marqués selon le cycle saisonnier. Les anticorps anti- fièvre aphteuse ont été détectés par ELISA. **Troisièmement**, les contacts au sein des populations de bovins domestiques ont été caractérisés par des enquêtes auprès des éleveurs de subsistance (i.e. description des zones de pâturage, d'abreuvement et de rassemblement des troupeaux). **Quatrièmement**, le rôle potentiel de la diversité des hôtes sur le risque infectieux d'un écosystème a été exploré par l'estimation de densité de macro-parasites (i.e. tiques) dans le paysage selon une variation de la gamme d'hôtes potentiels (i.e. (i) sauvages, (ii) sauvages et domestiques et (iii) uniquement domestiques).

Nos résultats montrent que (1) les taux d'interaction interspécifiques, estimés par télémétrie, varient entre sites et présentent une saisonnalité prononcée (i.e. pic saison sèche chaude). (2) La distribution des ressources (i.e. eau et zones de pâturage) conditionne la périodicité et la distribution de ces contacts dans les différents compartiments du paysage. (3) La fréquence des incursions du bétail dans un espace protégé ainsi que les taux de contacts avec les buffles influencent positivement la probabilité d'acquisition d'anticorps anti-aphteux chez le bétail. La probabilité de perte d'anticorps est également fonction du niveau d'interaction avec les buffles mais selon une relation négative. (4) La densité du réseau d'interaction intra-spécifique domestique influence positivement l'incidence sérologique de la fièvre aphteuse. (5) La présence de prédateurs supérieurs dans le paysage permettrait de limiter les incursions du bétail dans les espaces protégés et diminuerait la probabilité d'infection par les populations d'hôtes sauvages. (6) Enfin les densités de macro-parasites dans la végétation pour deux genres de tiques (*Rhipicephalus sp.* et *Amblyomma sp.*) sont supérieures dans des espaces communaux sans interaction avec les populations sauvages et où la richesse spécifique des hôtes est plus faible.

Les résultats de cette étude sur la transmission interspécifique de pathogènes entre populations sauvages et domestiques dans les écosystèmes tropicaux ouvrent des champs de réflexion encore largement inexplorés, notamment sur l'évolution de la virulence et des modes de transmission des pathogènes ayant comme hôtes des populations sympatriques sauvages et domestiques. Les mécanismes de lutte individuelle face aux pathogènes (i.e. immunité naturelle et/ou issue de vaccination) sont également discutés dans cette thèse. Enfin cette thèse génère des questions sur le rôle de la biodiversité sur les interactions interspécifiques et sur les effets potentiels de dilution ou d'amplification de l'abondance de parasites.